

A  
П 305

На правах рукописи

УДК 574:575.17:581.543:575.21

**Петрова Ирина Владимировна**

**ИЗОЛЯЦИЯ, ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ХОРОЛОГИЧЕСКАЯ  
СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ  
(на примере Северной Евразии)**

03.00.16 - экология



**Автореферат**

диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

**НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА**

Уральского Госуниверситета  
г.Екатеринбург

Екатеринбург – 2002

Работа выполнена в Ботаническом саду Уральского отделения Российской Академии Наук

Научный консультант

д. б. н., ст. н. с. Санников С. Н.

Официальные оппоненты:

д. б. н., профессор Готов Н. В.

д. б. н., профессор Придня М. В.

д. б. н., ст. н. с. Васильев А. Г.

Ведущая организация:

Ботанический сад-институт  
Уфимского научного центра РАН

Защита состоится "21" мая 2002 г. в 14 часов на заседании  
Диссертационного совета Д 004.005.01 Института экологии растений и животных Ураль-  
ского отделения РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и живот-  
ных УрО РАН.

Автореферат разослан "17" апреля 2002 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

 М. Г. Нифонтова

### Общая характеристика работы

**Актуальность проблемы.** В современной популяционной экологии, генетике и географии еще не сложилась целостная система концепций и представлений о структуре, функциях и тенденциях микроэволюции популяций. Одна из кардинальных проблем популяционной биологии древесных растений - изучение популяционно-хорологической структуры видов. Ключевыми, но наиболее слабо разработанными в ней являются вопросы о межпопуляционной феногенетической дифференциации, границах и объеме природных популяций на различных биохорологических уровнях - от локального (субпопуляционного) до макроландшафтного (расового, подвидового). От успеха его решения зависит прогресс эволюционной систематики, микроэволюционного учения, охраны и рационального использования генетических ресурсов.

В подавляющем большинстве предшествующих исследований дифференциации популяций древесных растений преобладал односторонний подход - либо фенотипический, либо популяционно-генетический, - как правило, вне связи с гетерогенностью факторов среды в пределах регионов. В итоге была установлена широкая клинальная географическая изменчивость многих видов в пределах их ареалов.

Однако доминировавший в исследованиях "биогеографический" подход со случайным широким шагом выборки оказался недостаточным для выявления и оценки хорологических градиентов феногенетической структуры популяций и их групп, особенно на непрерывном ареале. В ряде работ по сосне обыкновенной (Гончаренко и др., 1990, 1992; Семериков и др., 1993) отмечена слабая генетическая подразделенность популяций, отстоящих друг от друга на сотни и тысячи километров. В то же время была показана существенная специфика фенотипической и аллельной структуры географических групп популяций *Pinus sylvestris* в различных частях ареала. Полученные данные, к сожалению, мало сопоставимы, так как в этих исследованиях изучались неодинаковые признаки и спектры молекулярных маркеров. Одной из главных причин недостаточного развития исследований, направленных на выявление, изучение и оценку феногенетической дифференциации, границ и градиентов популяционно-хорологической структуры популяций древесных растений, в частности *Pinus sylvestris*, следует считать слабую разработанность адекватной методологической системы.

В связи с вышеизложенным, целью исследований была разработка методических принципов, методов исследований и изучение основных форм и степени репродуктивной изоляции, фенотипической и генетической дифференциации равнинных и горных природ-

ных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в пределах центральной и восточной частях ее ареала в Северной Евразии.

**Основные задачи:**

1. На примере *Pinus sylvestris* L. разработать методические принципы и методы эколого-географических исследований степени репродуктивной изоляции и фенотипической дифференциации популяций древесных растений.

2. Выявить и изучить основные формы репродуктивной изоляции (дистанционной и фенотипической) смежных локальных природных популяций в равнинных и горных регионах Северной Евразии и попытаться оценить степень их интегральной изоляции.

3. Охарактеризовать степень фенотипической дифференциации природных популяций и их групп на различных биохорологических уровнях среды (локальные смежные популяции, географические группы популяций, расы, подвиды). Определить тесноту связи между фенотипическими и генетическими параметрами популяций.

4. Выявить основные эколого-географические факторы и изучить степень дифференциации генетической структуры равнинных и горных популяций *Pinus sylvestris* L. в различных типах ареала (непрерывного и дизъюнктивного). Оценить градиенты и попытаться выявить границы генетической структуры популяций на различных хорологических уровнях - локальных смежных популяций (субпопуляций), географических групп популяций и рас (подвидов).

5. На базе фено- и геногеографического анализа популяций вдоль системы широтных и меридиональных трансект получить популяционно-биологическое обоснование для выделения или объединения внутривидовых таксонов *Pinus sylvestris*.

6. Разработать фрагменты схем популяционно-хорологической структуры *Pinus sylvestris* (горных популяций на примере Карпат и равнинных популяций на примере Западной Сибири).

**Научная новизна.** В диссертации разработан и на примере популяций сосны обыкновенной центральной и восточной части ее ареала в Северной Евразии апробирован конструктивный методологический эколого-генетико-географический подход к изучению внутривидовой популяционно-хорологической структуры древесных растений. В его основу положены поиск, выявление и количественная оценка степени репродуктивной изоляции, фенотипической и генетической дифференциации смежных локальных популяций и их групп на трансектах, пересекающих палеогеографические и ландшафтно-экологические изоляционные рубежи. На базе системы методов комплексного междисциплинарного гео-

графо-экологического, фенологического, фенотипического и генетического изучения получены следующие новые научные результаты.

На основе анализа литературных данных по палеогеографии позднего кайнозоя и плейстоцена Северной Евразии выявлены главнейшие барьеры репродуктивной изоляции популяций сосны обыкновенной – морские, горные, ледниковые, почвенные, фитоценоотические – и предложена их классификация. Выдвинута гипотеза о восточно-азиатском центре происхождения вида *Pinus sylvestris* L.

Впервые показана отчетливо выраженная и стабильная репродуктивная фенологическая изоляция смежных локальных суходольных и болотных (*Pineta sphagnosa*), а также равнинных и разновысотных горных популяций сосны обыкновенной.

Изучены закономерности распространения пыльцы *Pinus sylvestris* L. в равнинных и горных условиях. Разработаны и частью апробированы индексы фенологической, дистанционной, горно-механической и вероятностный индекс интегральной репродуктивной изоляции популяций, учитывающий совместное действие ее различных форм. Предложена классификация типов изоляции и границ популяций.

На примере сосны обыкновенной впервые выявлена (по параметрам генетических и фенотипических дистанций и их градиентов) и разносторонне изучена одна из наиболее отчетливо выраженных границ природных популяций растений – между равнинными суходольными и болотными (*Pineta sphagnosa*) группами популяций в южной части Западной Сибири и Русской равнины. Выдвинута гипотеза о широкомасштабных процессах их генетической дивергенции в голоцене. Установлено, что в южной внеледниковой части лесной зоны генетическая дифференциация между смежными суходольными и болотными популяциями почти на порядок величин выше, чем между соседствующими ценопопуляциями на суходолах и болотах ледниковой зоны и во многих случаях выше, чем между географически удаленными популяциями.

Установлены значительные генетические и фенотипические дистанции (на уровне популяций) и их градиенты при переходе от предгорных (на высоте 420-450 м над уровнем моря) к среднегорным (850-900 м) в условиях резко выраженного дизъюнктивного типа ареала (Карпаты), в меньшей степени (на уровне субпопуляций и популяций) – при слабо дизъюнктивном ареале (Южный Урал) и отсутствие таковых – в условиях непрерывного ареала (Северный Кавказ).

С помощью сопряженного градиентного гено- и феногеографического анализа выявлены и количественно охарактеризованы наиболее выраженные перепады в хорологической структуре смежных экологических (суходольных и болотных) и эколого-географи-

ческих (разновысотных горных) популяций, их географических групп (островных степных боров и бассейнов горных рек), а также равнинных и горных рас *Pinus sylvestris* в пределах центральной части ее ареала.

Показано, что средний уровень генетической дифференциации от группы популяций центральной части ареала (Русской равнины, Западной Сибири, Центральной Сибири и Центрального Казахстана) маргинальных групп островных популяций южных и юго-восточных ландшафтных стран Северной Евразии - Карпат, Приамурья, а особенно палеогеографически длительно изолированных, произрастающих в климатически специфичных регионах популяций Северного Кавказа и Центральной Якутии, - в полтора-три раза выше, чем между группами популяций ландшафтных стран центральной части ареала.

На основе полученных нами новых данных о феногенетической дифференциации популяций в пределах Северной Евразии сделан вывод об отсутствии достаточных оснований для выделения ряда подвидов *Pinus sylvestris* L., основанного лишь на фенотипических признаках: *ssp. lapponica* Pr. (Fries et. Hartm., Sukacz.); *ssp. hamata* (Steven) Fom.; *ssp. kulundensis* Sukacz.; *ssp. krylovii* (Serg. et Kondr.) Busik; *ssp. amurensis* L. Orlova; а тем более - видов *P. cretacea* (Kalenicz.) Kondr.; *P. fresiana* Wich.; *P. sosnowski* Nakai.

В целом в пределах ареала *Pinus sylvestris* на фоне общей относительно слабой средней генетической подразделенности суходольных равнинных и предгорных ("фоновых") популяций центральной сплошной части ареала, установлена их весьма значительная феногенетическая дивергенция в региональных экстремальных местообитаниях - болотных и горных и в маргинальных группах популяций. При этом фактическая гетерогенность возрастает от южных к северным маргинальным популяциям.

В результате эмпирического обобщения полученных материалов разработана классификация внутривидовых популяционно-хорологических категорий и шкала генетических дистанций между ними, позволяющая в первом приближении устанавливать их популяционно-таксономический ранг.

Предложены фрагменты карт-схем популяционно-хорологической структуры сосновых лесов Западной Сибири и Украинских Карпат на феногенетической основе.

#### **На защиту выносятся:**

Комплекс методических принципов и методов изучения оценки различных форм изоляции, градиентов фенотипической и генетической структуры популяций древесных растений (на примере сосны обыкновенной), позволяющий выявить и оценить местоположение и степень хорологических изменений их феногенетической структуры и следующие тезисы:

1. Между смежными болотными и суходольными популяциями сосны обыкновенной на верховых болотах южной части лесной зоны Западной Сибири и Русской равнины находится более или менее отчетливо выраженная граница, подтверждаемая результатами многомерного фенотипического анализа природных популяций, их потомств (на выравненном экофоне) и изозимным анализом. В большинстве случаев она связана с резкими различиями термического режима почв.

2. Между разновысотными горными ценопопуляциями сосны Карпат, Северного Кавказа и Южного Урала, особенно между произрастающими в средней (600-650 м над уровнем моря) и верхней части склонов (850-2070 м), при разности альтитуд их местообитаний более 400 м наблюдаются почти полная фенологическая изоляция и максимальные градиенты генетической дистанции, которые более чем в два-три раза превышают различия между одновысотными предгорными ценопопуляциями (на высоте 400-450 м над уровнем моря).

3. Степень дифференциации популяций и их групп зависит от типа ареала и степени интегральной репродуктивной изоляции. Фенологическая и дистанционная формы изоляции являются ведущими факторами генетической дифференциации смежных разновысотных, а также равнинных болотных и суходольных популяций. Максимальные градиенты генетической дистанции наблюдаются между смежными болотными и суходольными популяциями южной части лесной зоны, географическими группами островных лесостепных и степных боров Западной Сибири и Северного Тургая, а также между группами изолированных популяций смежных бассейнов горных рек Карпат.

4. Феногенетическая дифференциация между группами популяций ландшафтных стран центральной части ареала *Pinus sylvestris* – Русской равнины, Западной и Средней Сибири, Центрального Казахстана – в полтора-три раза меньше, чем между ними и маргинальными группами островных популяций южной и восточной части ареала – Карпат, Северного Кавказа, Якутии и Приамурья – которые могут быть выделены на таксономическом уровне рас или географических групп популяций.

5. На основании анализа комплекса эколого-генетических особенностей сосны обыкновенной, палеогеографических данных и современного ареала можно выдвинуть гипотезу о восточно-азиатском центре происхождения анцестрального ядра ее популяций.

**Практическое значение.** На основе изучения и оценки генетических дистанций, их градиентов и границ между популяциями сосны обыкновенной в смежных суходольных и заболоченных типах биоеоценозов южной части Западной Сибири могут быть разработаны принципы и методы популяционного картографирования и лесосеменного райониро-

вания сосновых лесов и предложены фрагменты с использованием лесоустроительных планов насаждений, таксационных описаний и топографических карт. Для горных регионов (на примере Украинских Карпат) предложен фрагмент популяционной картосхемы с учетом генетической дифференциации разновысотных популяций и групп популяций бассейнов рек. На основе популяционных карт могут быть разработаны рекомендации по выделению генетических резерватов, дифференцированному сбору и использованию семян для лесных культур, черенков, семян и пыльцы для создания лесосеменных плантаций и популяционных сортов сосны обыкновенной.

*Апробация работы.* Материалы диссертации были представлены на международных, всесоюзных и региональных конференциях, симпозиумах и совещаниях, в том числе: на V съезде генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова (Москва, 1987), на международном симпозиуме “Лесная генетика: охрана, воспроизводство и рациональное использование генетических ресурсов” (Уфа, 1991), “Вид и его продуктивность в ареале” (Санкт-Петербург, 1993), на международных конференциях - “Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг” (Кострома, 1996), “Экология таежных лесов” (Сыктывкар, 1998), “Девственные леса мира и их роль в глобальных процессах” (Хабаровск, 1999), “Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблема сохранения” (Петрозаводск, 1999), “Биоразнообразие и динамика экосистем Северной Евразии” (Новосибирск, 2000), российско-французском семинаре “Естественная и антропогенная динамика лесных экосистем” (Екатеринбург, 2001), на всесоюзных конференциях - “Экология популяций” (Новосибирск, 1988), “Жизнь популяций в гетерогенной среде” (Йошкар-Ола, 1998, 1999; Казань, 2001), конференции, посвященной памяти И. С. Мелехова (Архангельск, 2000), “Флористические и геоботанические исследования в европейской России” (Саратов, 2000), Всероссийской научной конференции “Развитие идей академика С. С. Шварца в современной экологии” (Екатеринбург, 1999).

*Организация исследований, личный вклад автора.* Исследования проведены автором в течение 26 лет в рамках бюджетных тем в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР (1976-1988), лаборатории популяционной биологии древесных растений Института леса УрО РАН (1991-1998 гг.) и в лаборатории популяционной биологии растений Ботанического сада УрО РАН (1998-2002 гг.). Отдельные этапы работы выполнялись по программе “Приоритетные направления генетики” (1992-1995 гг., № 01.8.90081741); проектам РФФИ (№96-04-50945, №99-04-49020) “Эколого-географическое изучение демографической структуры, репродуктивной изоляции, фенотипической и генетической дифференциации равнинных и горных популяций сосны обыкновенной” (1995-1998 гг.),



“Разработка методологии и количественное эколого-географическое изучение репродуктивной изоляции, хорогенетической дифференциации, границ и градиентов структуры равнинных и горных популяций хвойных древесных растений Северной Евразии” (1999-2001 гг.), ответственным исполнителем разделов которых являлась автор диссертации. Личный вклад состоит в постановке проблемы, разработке программ, методических принципов и методов исследований, сборе, обработке, анализе и интерпретации фактических материалов, а также в эмпирическом обобщении результатов исследований. Все разделы и этапы исследований выполнены при непосредственном участии автора или под его руководством. Участие соавторов отражено в совместных публикациях.

**Публикации.** Всего опубликовано 69 работ, в том числе 3 монографии (в соавторстве). По теме диссертации опубликовано 48 работ, в том числе 1 монография.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения и списка литературы. Работа изложена на 482 страницах и включает: 408 страниц основного текста, в том числе 52 таблицы и 58 рисунков. В библиографическом списке 793 работы, из которых 202 на иностранных языках.

### Содержание работы

## **Глава 1. ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ ХВОЙНЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ**

В главе приведен систематический обзор главнейших исследований отечественных и зарубежных авторов по проблеме внутривидовой популяционно-хорологической структуры хвойных древесных растений, преимущественно *Pinus sylvestris* L. Дан критический анализ подходов и методов, применяемых в предшествующих исследованиях. Констатируется, что в соответствии с концепциями синтетической теории эволюции процессы внутривидовой дивергенции и видообразования представляются как итог совместного влияния факторов микроэволюции – мутаций, отбора, изоляции, миграции и дрейфа генов. Отмечается, что в СТЭ роль факторов среды и репродуктивной изоляции в процессах генетической дивергенции (микроэволюции) лишь постулирована. Исследований в этом плане, проведенных на количественном или хотя бы полуколичественном уровне, крайне недостаточно. Сделан вывод о том, что к настоящему времени в литературе накопилось множество информации, свидетельствующей о широко протекающих процессах внутривидовой генетической дифференциации популяций древесных растений. Однако даже региональные эмпирические обобщения редки, а в масштабе «вид в ареале» по главным лесообразующим

видам Евразии, обладающими обширным трансконтинентальным ареалом, в том числе по сосне обыкновенной, отсутствуют.

В итоге обзора сделан вывод о том, что доминировавший ранее «биогеографический» подход – изучение феногенетической изменчивости с большим случайным «шагом» выборки и, как правило, вне связи с гетерогенностью факторов среды – оказался недостаточным для выявления градиентов и границ в генетической структуре популяций и их групп. Постулируется, что решение этой ключевой проблемы возможно лишь на принципиально иной методологической основе – градиентного хорологического анализа на системе трансект, пересекающих ареал вида в направлении максимальных перепадов длительно действовавших барьеров репродуктивной изоляции (миграции), факторов среды и, следовательно, предполагаемых изменений генофонда. Подчеркиваются преимущества комплексного междисциплинарного подхода для выявления градиентов в хорогенетической структуры локальных популяций, их групп и рас.

В заключение на основании обобщения современной литературы определены актуальность проблемы изучения популяционно-хорологической структуры сосны обыкновенной и задачи исследования.

## **Глава 2. МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ**

*Методические принципы.* В соответствии с целью диссертации в настоящей работе применялись следующие шесть методических принципов:

1. Сосредоточение поиска границ и градиентов популяций на трансектах, пересекающих палеогеографические и резко выраженные ландшафтно-экотопические изоляционные рубежи в направлении наиболее вероятных изменений генофонда;
2. Широкомасштабный фено- и геногеографический анализ популяций на системе пересекающихся трансект - локальных экологических и географических (широтных, меридиональных и субмеридиональных);
3. Изучение градиентов и границ популяций на трех биохорологических уровнях - локальных смежных равнинных (суходольных и болотных) и разновысотных горных популяций; географических групп популяций (островных лесостепных и степных массивов, водосборных бассейнов); равнинных и горных рас (подвидов);
4. Междисциплинарный популяционно-биологический подход - сочетание географо-экологических, фенологических, фенотипических и генетических методов изучения на одних и тех же объектах.

5. Количественная или полуколичественная (балльная) оценка отдельных форм (фенологической, дистанционной, горно-механической) и общей, интегральной репродуктивной изоляции.

6. Количественная оценка степени фенотипической и генетической дифференциации популяций на основе генетических дистанций, фенотипических расстояний и градиентного анализа.

**Система методов.** Наряду с применением комплекса современных эколого-географических, фенотипических, биохимических (на основе изозимного анализа) методов, в ходе изучения был разработан и применен ряд оригинальных количественных и полуколичественных методов изучения и оценки степени репродуктивной изоляции и фенотипической и генетической дифференциации популяций сосны обыкновенной. К их числу относятся: а) графический метод количественной оценки вероятности межпопуляционных скрещиваний и степени фенологической изоляции популяций (Гришина, 1978, 1985; Петрова, 1988); б) метод полуколичественной (балльной) оценки степени дистанционной изоляции, основанный на допущении о прямой связи последней с расстоянием между популяциями; в) метод расчета индексов интегральной репродуктивной изоляции популяций, учитывающий совместное действие ее фенологической, дистанционной, горно-механической форм, а также приблизительное время или число поколений изоляции; г) метод локальных, широтных и меридиональных геногеографических трансект, пересекающих ареал вида; д) метод градиентов генетической и фенотипической дистанции (Петрова, Санников, 1996).

Для изучения динамики фазов пыления-«цветения» на каждой пробной площади на протяжении всего рецептивного периода сосны с 30-50 деревьев ежедневно собирали побеги с микростробилами и макростробилами. В развитии микростробилов выделяли семь, а макростробилов - шесть фенологических фаз (по Котеловой, 1956). Определяли параметры основных факторов среды - температуры и относительной влажности воздуха, температуры почвы в верхнем корнеобитаемом горизонте. Для определения вероятности межпопуляционных скрещиваний использовали предложенный нами (Гришина, 1985; Петрова, Санников, 1996) графический метод определения относительной площади перекрытия полигона пыления в одной из них с полигоном цветения в другой. Площади полигонов и их перекрытия определяли с помощью планиметра. Степень репродуктивной фенологической изоляции популяций ( $I_{ph}$ ) определяли по формуле  $I_{ph} = 1 - P_{ks}$ , где  $P_{ks}$  - вероятность межпопуляционных скрещиваний, выраженная в процентах.

С помощью традиционных методов изучалось распространение пыльцы от различных типов источников: лесных массивов, стен леса, полос, аллейных посадок и отдельных

деревьев в условиях равнины, а также восходящие и нисходящие потоки пыльцы в горных условиях. Для изучения процесса латерального распространения пыльцы от отдельных деревьев в лесу нами был разработан и применен метод искусственного рассеивания пыльцы в древостое (Санников, Гришина, 1979) на фоне контролируемых температуры, относительной влажности воздуха и скорости ветра.

Вероятностный индекс интегральной изоляции, отражающий итог совместного действия всех изучавшихся форм изоляции, рассчитывался как произведение индексов:  $I_{int} = R_{ph} \times P_d \times P_m \times N_g$ , где  $R_{ph}$  - индекс фенологической изоляции;  $P_d$  - индекс дистанционной изоляции определяемый в баллах, а именно на расстояниях: до 1 км - 1,0; 1-10 км - 1,1; 10-20 км - 1,2 и т. д.;  $P_m$  - индекс горно-механической изоляции (прямо пропорциональный среднему превышению горного хребта над местообитаниями данной пары популяций, а именно: при превышении 100 м - 1,1; 200 м - 1,2; 300 м - 1,3 и т. д.;  $N_g$  - число поколений изоляции (репродуктивных циклов), в течение которых существует данная популяция и которое определяется по данным спорово-пыльцевого анализа местных голоценовых торфяников.

В качестве фенотипических маркеров для изучения межпопуляционных различий 54 природных популяций использовали комплексы 27 количественных и качественных признаков шишек, по Л. Ф. Правдину (1964) и В. П. Путнихину (1993), проанализированных с помощью методов дискриминантного, дисперсионного и кластерного анализа. Для выявления степени сходства и различия между популяциями по комплексу количественных признаков использовалось обобщенное расстояние Махаланобиса ( $D^2$ ), которое по мнению многих авторов и нашим данным (см. гл. 7), коррелирует с генетическими расстояниями (Меницкий, 1966; Cubero, 1973; Lee et al., 1973; Семериков, 1986).

Фенотипический анализ потомств сосны из смежных болотных и суходольных биогеоценозов подзоны предлесостепи в посевах на выравненном экофоне проведен до их 22-летнего возраста. Кроме того, в течение двух вегетационных периодов проводили наблюдения за энергией прорастания и всхожестью семян, жизненностью, толерантностью к экстремумам увлажнения субстрата и температуры воздуха и морфогенезом всходов сосны из смежных разновысотных или болотных и суходольных популяций.

Генетическую структуру популяций определяли с помощью общепринятых методов изосимного анализа (Корочкин, 1977; Семериков, 1991). Всего изучалось 18 локусов (кодирующих 12 ферментных систем хвои), по каждому из которых определены генотипы и вычислены частоты аллелей. Устанавливали следующие средние параметры: доля полиморфных локусов ( $P$ ), гетерозиготность ( $H$ ), число аллелей на локус. Для изучения межпопуля-

ционных, популяционно-групповых и расовых (подвидовых) различий использовались показатели генетической подразделенности ( $F_{st}$ , по Wright, 1965, 1978), потоков генов (Nem, по Slatkin, 1985; Latta, Mitton, 1999), а также генетических дистанций  $D_{N72}$  и  $D_{N78}$  (Nei, 1972, 1978).

Для количественной сравнительной оценки интенсивности хорологических изменений генетической структуры популяций сосны обыкновенной нами предложен (Петрова, Санников, 1996) и апробирован метод "градиентов генетической дистанции" (ГГД), которые определялись как частные  $D_N/D$ , где  $D_N$  - генетическая дистанция, по Nei (1972, 1978);  $D$  - расстояние на местности между двумя выборками в километрах. По местоположению на трансекте максимальных ГГД выявлялась вероятная граница локальных популяций. Аналогично определялись и градиенты фенотипических расстояний Махаланобиса.

С целью выявления ГГД на протяжении большей части ареала применялся геногеографический анализ популяций на восьми пересекающихся трансектах - локальных, широтных и меридиональных: двух широтных (первая - на севере от Скандинавии до Центральной Якутии, 11 выборок; вторая - на юге от Карпат до Забайкалья, 10 выборок) и четырех меридиональных (первая - от северной тайги до степной зоны, 3 выборки; вторая - от северной до южной границы ареала в Зауралье и Северном Тургае, 11 выборок; третья - от северной тайги Западной Сибири до боров Казахского мелкосопочника, 4 выборки; четвертая - от Центральной Якутии до Южного Забайкалья, 4 выборки), а также двух субмеридиональных (первая - от Швеции до Крыма, 4 выборки; вторая - от Швеции до степной зоны, 4 выборки). Локальные трансекты включали в себя смежные разновысотные выборки в пределах одного горного склона в том или ином массиве или соседние равнинные болотные и суходольные выборки в одном ландшафтном урочище.

На основе обобщения современных представлений в области популяционной биологии и микроэволюционного учения (Завадский, 1968; Шварц, 1969, 1980; Майр, 1974; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Грант, 1984; Яблоков, 1987) под термином "популяция" у организмов, размножающихся половым путем, мы понимаем относительно изолированную структурно- и функционально-целостную стабильную совокупность особей одного вида, обладающую общностью и спецификой происхождения, ареала, генофонда и тенденций микроэволюции, а в условиях однородного экотопа - и всех фенотипических параметров (Петрова, Санников, 1996).

Под термином "субпопуляция" мы понимаем совокупность особей, характеризующуюся хорологической общностью, некоторой определенной степенью репродуктивной

изоляции и генетической дифференциации от соседних (аллопатрических) поселений того же вида, не достигающей, однако, популяционного ранга.

### Глава 3. ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК БАРЬЕРОВ ИЗОЛЯЦИИ В АРЕАЛЕ *PINUS SYLVESTRIS* L.

В главе рассматриваются главнейшие черты палеогеографии Северной Евразии в позднем кайнозое и плейстоцене, в той или иной мере обусловившие формирование биологических свойств и современного ареала *Pinus sylvestris*.

**3.1. Поздний кайнозой.** На протяжении истории формирования *Pinus sylvestris* в кайнозое палеогеографическая ситуация неоднократно и коренным образом изменялась. В кайнозое существовали длительно (в течение 10-15 млн. лет) действовавшие морские барьеры (Тэтис, Предкарпатский пролив, Сарматское море, Ахчагыл и другие). При этом Кавказ и Карпаты представляли собой острова, окруженные морскими бассейнами. Длительная изоляция несомненно оказала существенное влияние на исходную структуру и всю последующую динамику генофондов популяций видов *Pinus*. Основным барьером для встречных миграций популяций в эту эпоху служили субтропические вечнозеленые и лиственные темной хвойные леса. С конца плиоцена усилившиеся процессы орогенеза привели к образованию высоких горных барьеров на южной окраине Северной Евразии (Альпы, Карпаты, Кавказ, Саяны, Хамар-Дабан, Становой хребет и другие), оказавших весьма существенное влияние на дифференциацию климата, процессы миграции и изоляцию популяций растений. Наибольшее влияние на эти процессы оказали более кратковременные, чем в кайнозое, морские, а также мерзлотные (особенно в Сибири) и фитоценоотические барьеры.

**3.2. Плейстоцен.** В плейстоцене, в различных частях Евразии периодически возникали и исчезали морские барьеры, но по сравнению с кайнозоем они были на порядки величин кратковременнее. Наряду с ледниковыми барьерами, более развитыми в субатлантических регионах, в связи с прогрессирующим орогенезом усилилось действие горных изоляционных барьеров в комплексе с широко распространенной почвенной мерзлотой, но уменьшилась роль фитоценоотических барьеров.

**3.3. Динамика ареала в конце плейстоцена и в голоцене.** В голоцене, как и в ранние ледниковые эпохи, действие изоляционных барьеров, с одной стороны, стало менее интенсивным из-за поднятия верхней границы леса в горах, а с другой, в ксеротермическую фазу несколько усилилось развитие широколиственных видов. При этом, сосна обыкновенная успешно осваивала экологически гетерогенные сухоходольные экотопы послеледниковой зоны (моренные отложения, песчаные зандры, озы и камы) и широко

расселилась на сфагновые болота. С учетом палеогеографических особенностей регионов рассматривается дизъюнктивность ареала и его динамика в голоцене.

**3.4. Классификация типов барьеров изоляции популяций растений.** Как итог эмпирического обобщения различных типов барьеров пространственной хорологической изоляции популяций сосны обыкновенной, действовавших с конца кайнозоя по настоящее время, предлагается их классификация, включающая ледниковые, морские, горные, почвенные и фитоценоотические барьеры.

#### Глава 4. СИСТЕМА ОБЪЕКТОВ

Для проведения исследований фенологической изоляции, фенотипической и генетической дифференциации популяций сосны обыкновенной на территории центральной и восточной частей ее ареала была избрана система репрезентативных объектов стационарных и временных объектов исследований на трех биохорологических уровнях: смежные локальные популяции (или субпопуляции) - региональные географические группы популяций (островных массивов и водосборных бассейнов) в пределах той или иной ландшафтной страны - группы популяций различных ландшафтных стран. В общей сложности система объектов (рис. 1) включала следующие популяционно-хорологические категории и пробные площади ("выборки"):

##### **1. Смежные локальные популяции и субпопуляции:**

##### **1.1. Равнинные и предгорные (смежные болотные и суходольные):**

1.1.1. Русская равнина и Карелия в подзонах: предлесостепи (3 пары пробных площадей, Заволжье); южной тайги (2 пары пробных площадей, Сиверская, Западная Двина); средней тайги (4 пары проб, Петрозаводск, Сыктывкар).

1.1.2. Западная Сибирь и предгорная полоса Зауралья в подзонах: предлесостепи (8 пар пробных площадей, Припышминские боры); южной тайги (10 пар пробных площадей, Тавда, Исеть, Чусовское, Щелконогово); средней тайги (7 пар пробных площадей, Малая Сосьва, Конда, Серов, Междуреченский); северной тайги (2 пары пробных площадей, Пурпе, Нижневартовск).

1.1.3. Приамурье, подзона средней тайги (1 пара пробных площадей, Чумикан).

##### **1.2. Горные разновысотные:**

1.2.1. Украинские Карпаты (11 пробных площадей).

1.2.2. Северный Кавказ (8 пробных площадей, Тебердинский заповедник).

1.2.3. Южный Урал (3 пробные площади, хребет Зигальга).

1.2.4. Казахский мелкосопочник (2 пробные площади, Каркаралинск).

## 2. Географические (региональные) группы популяций (в пределах ландшафтных стран):

### 2.1. Островные массивы лесостепной и степной зон:

2.1.1. Зауралье, лесостепь Притобоя, ленточно-островные боры (2 пробные площади. Иковский, Кочердыкский боры).

2.1.2. Северный Тургай, островные боры степной зоны (4 пробные площади Боровской, Аракарагайский, Аманкаракайский, Наурзумский боры).

2.1.3. Казахский мелкосопочник (2 пробные площади, Каркаралинский бор).

### 2.2. Группы популяций водосборных бассейнов рек:

2.2.1. Северный Кавказ, ленточно-островные группы популяций долин рек (4 пробные площади в смежных долинах рек Марухи, Аксаута, Архыза, Большого Зеленчука).

2.2.2. Украинские Карпаты, группы изолятов северного склона (4 пары пробных площадей в смежных долинах рек Свичи, Ломницы, Быстрицы-Надворнянской и Прута).

## 3. Географические группы популяций ландшафтных стран:

3.1. Скандинавия (5 пробных площадей), Русская равнина (11), Карпаты (11), Северный Кавказ (8), Крым (1), Урал (5), Западная Сибирь (33), Центральный Казахстан (6), Средняя Сибирь и горы Южной Сибири (5), Восточная Сибирь (2), Приамурье (5).

В целом в систему объектов наших исследований (рис. 1) включено 5 подвидов *Pinus sylvestris* L., выделенных Л. Ф. Правдиным (1964) в пределах ее ареала в бывшем СССР, а именно: ssp. *sylvestris* L.; ssp. *lapponica* (Fries); ssp. *hamata* (Steven) Fomin; ssp. *sibirica* Ledebour; ssp. *kulundensis* Sukaczew. В общей сложности изучена фенологическая изоляция в 43 парах смежных выборок; проведен фенотипический анализ в 54 выборках; изосимный анализ в 82 выборках.

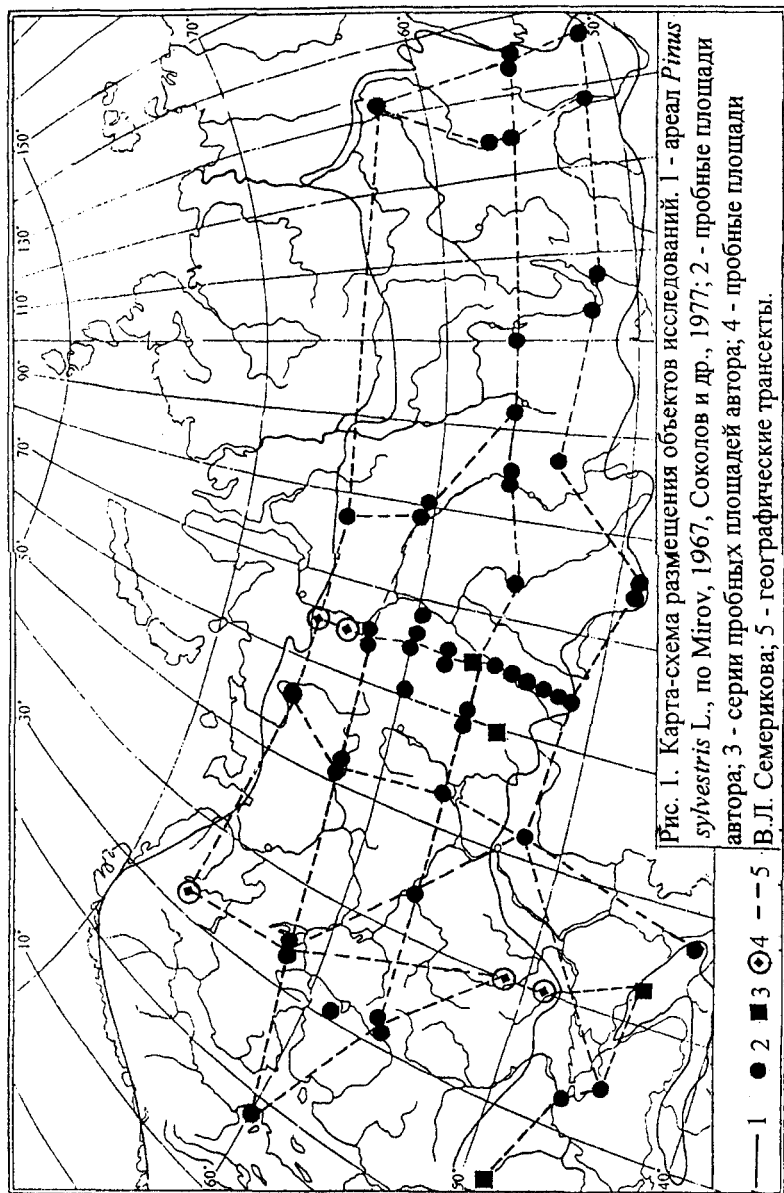
## ГЛАВА 5. ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ ИЗОЛЯЦИИ ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Под репродуктивной изоляцией особей и популяций (размножающихся половым путем), мы понимаем ту или иную степень выраженности барьеров - пространственных, временных или биологических (морфологических, физиологических, генетических), препятствующих их скрещиванию.

### 5.1. Фенологическая изоляция

5.1.1. *Равнинные популяции.* Наибольшая степень фенологической изоляции между смежными ценопопуляциями сосны обыкновенной в условиях верхового болота и прилегающего суходола найдена в подзоне предлесостепи Западной Сибири. По нашим





многолетним наблюдениям, вероятность межпопуляционных скрещиваний изучавшихся болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной не превышает 8-15%. В целом между смежными популяциями сосны на суходолах (группы типов леса *Pineta cladinoso*, *P. hylocomiosa*, *P. polytrichosa*) и верховых болотах (*Pineta sphagnosa*) здесь установлена резко выраженная и стабильная репродуктивная фенологическая изоляция на уровне 85-100% (табл. 1), обусловленная более поздним (на одну-две недели) оттаиванием и прогреванием болотных почв (Петрова, Санников, 1996), а также, по-видимому, и их анаэробностью (Ветеренников, 1959, 1968; Вомперский, 1968). Близкий уровень степени фенологической изоляции смежных суходольных и болотных популяций сосны установлен в подтаежных сосняках Заволжья (93%), но существенно меньший (59-63%) - в подтайге западной части Русской равнины (Западная Двина). Фенологические наблюдения, проведенные нами в южной тайге Западной Сибири и Среднего Зауралья, выявили устойчивую фенологическую изоляцию ( $81,9 \pm 3,2\%$ ) смежных популяций болотной и суходольной сосны. Этот уровень несколько ниже, чем в подзоне предлесостепи Западной Сибири, но значительно выше, чем в средней тайге. Меньшая степень фенологической изоляции установлена нами между суходольным сосняком чернично-зеленомошным и смежным сосняком осоково-сфагновым на переходном болоте (62-65%).

Таблица 1. Средняя фенологическая изоляция (%) смежных поселений *Pinus sylvestris* на суходолах и болотах Западной Сибири и европейской территории России

Перекрытие фаз «цветения» и пыления	Степень изоляции Iph	Обратное перекрытие фаз пыления и «цветения»	Степень изоляции Iph
<i>Западная Сибирь, предлесостепь (за 15 лет)</i>			
$8,0 \pm 0,8$	$92,0 \pm 0,7$	$6,4 \pm 1,0$	$93,6 \pm 1,1$
<i>Зауралье, южная тайга (за 6 лет)</i>			
$18,1 \pm 3,2$	$81,9 \pm 3,1$	$18,2 \pm 3,2$	$81,8 \pm 3,0$
<i>Западная Сибирь, средняя тайга (за 3 года)</i>			
$42,3 \pm 3,8$	$57,7 \pm 3,4$	$40,7 \pm 2,3$	$59,3 \pm 2,4$
<i>Западная Сибирь, северная тайга</i>			
51,0	49,0	55,0	45,0
<i>Западная Сибирь, южная тайга (за 3 года)*</i>			
$35,0 \pm 5,8$	$65,0 \pm 5,4$	$38,3 \pm 6,4$	$61,7 \pm 6,3$
<i>Южная Карелия, средняя тайга (за 2 года)</i>			
$67,0 \pm 1,0$	$33,0 \pm 1,1$	$73,5 \pm 1,5$	$26,5 \pm 1,4$
<i>Русская равнина, южная тайга и предлесостепь (за 3 года)</i>			
$28,3 \pm 10,2$	$71,7 \pm 10,3$	$29,0 \pm 6,0$	$71,0 \pm 11,0$
<i>Украинские Карпаты, предгорья (за 2 года)</i>			
$76,5 \pm 1,5$	$23,5 \pm 1,5$	$79,0 \pm 2,0$	$21,0 \pm 2,0$

\* - фенологические наблюдения на переходных болотах.

В подзоне средней тайги Западной Сибири (заповедник Малая Сосьва) вероятность межпопуляционных скрещиваний между поселениями сосны на верховом болоте и суходоле составила  $42,3 \pm 3,8\%$ , а степень их репродуктивной изоляции -  $57,7 \pm 3,4\%$ . Этот уровень изоляции, который существенно ниже среднего уровня фенологической изоляции суходольных и болотных популяций сосны в подзоне предлесостепи Западной Сибири ( $92,0 \pm 0,7\%$ ), может быть одним из факторов установленной нами (Петрова и др., 1989) и В. Л. Семериковым (1991) меньшей степени генетической дифференциации болотной сосны от суходольной в средней тайге. Близкий уровень фенологической изоляции (45-50 %) между заболоченными и суходольными популяциями *Pinus sylvestris* найден нами и в бассейне р. Конды.

В северо-западной части Европейской территории России (Южная Карелия, подзона средней тайги) отмечены наименьшие различия температуры корнеобитаемого слоя почвы между биогеоценозами на суходоле и верховом болоте. Вероятность межпопуляционных скрещиваний популяций сосны на болоте и суходоле в Южной Карелии составила  $67,0 \pm 1,0\%$ , а степень их репродуктивной фенологической изоляции - в среднем около 30%.

В целом в равнинных регионах на Русской равнине и в Западной Сибири степень фенологической изоляции смежных болотных и суходольных популяций увеличивается по мере нарастания континентальности климата с 30% в Карелии до 59-63% в Западной Двине и до 92-93% в Заволжье и Западной Сибири, а также в направлении с севера на юг ареала (рис. 2) - с 30-59% в северной и средней тайге до 71-93% в предлесостепи.

**5.1.2. Горные популяции.** Характерной чертой горных ландшафтов являются высотная поясность, высотные и экспозиционные различия в микроклимате склонов и значительные градиенты других факторов среды, обусловленные высотной зональностью параметров климата. Параметры гидротермического режима воздуха и почвы, а также повышение относительной влажности воздуха свидетельствуют, что в изучавшихся нами горных странах наблюдаются закономерный отрицательный градиент температуры воздуха и почвы (табл. 2), а также повышение относительной влажности воздуха при увеличении высоты над уровнем моря.

Обобщая результаты наших многолетних (1987-2001 гг.) фенологических исследований в различных горных регионах (Стрельцова и др., 1991; Петрова, Санников, 1996; Петрова, Онищенко, 2000), можно сделать достаточно надежный вывод о значительной, а в отдельные годы почти полной (95-100%) репродуктивной фенологической изоляции разновысотных горных ценопопуляций сосны при разности высот их местопроизрастаний более 400 м (табл. 3).

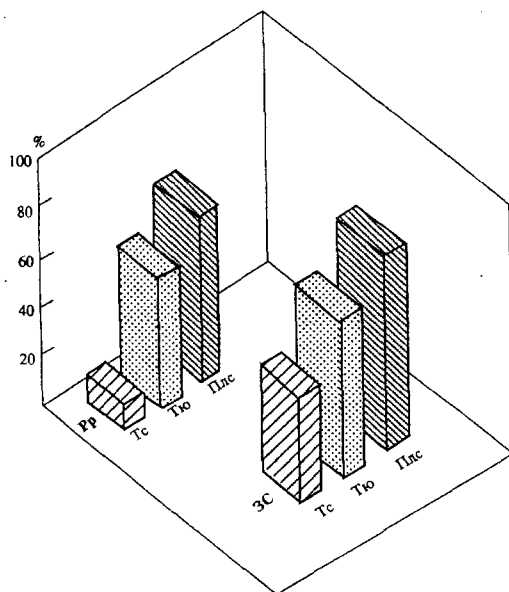


Рис. 2. Фенологическая репродуктивная изоляция смежных суходольных и болотных равнинных популяций сосны обыкновенной в различных подзонах Западной Сибири и Русской равнины.

РР – Русская равнина; ЗС – Западная Сибирь; Тс – средняя тайга; Тю – южная тайга; Плс – предлесостепь.

Таблица 2. Гидротермический режим воздуха и температуры почвы в смежных разновысотных горных местообитаниях

Местоположение, высота над уровнем моря, м	Средние значения параметров		
	Температура воздуха, °С (в 14 час)	Относительная влажность воздуха, %	Температура почвы, (на глубине 10 см), °С
<i>Южный Урал</i>			
Подножие хребта, 420 м	21,6±2,2	46,6±5,9	11,5±0,5
Средняя часть склона, 620 м	19,7±1,7	51,3±6,0	9,9±0,4
Верхняя часть склона, 850 м	17,0±2,2	60,6±6,0	8,3±0,5
<i>Украинские Карпаты</i>			
Предгорье, 420 м	23,5±2,7	60,1±2,5	12,8±0,7
г. Сокол, 950 м	19,4±3,1	71,7±3,4	7,8±0,6
<i>Северный Кавказ</i>			
Подножие хребта, 1350 м	22,6±0,7	58,0±1,8	13,0±0,4
Средняя часть склона, 1800 м	17,5±1,9	60,0±2,5	6,3±0,5
Верхняя часть склона, 2070 м	14,6±1,5	69,5±3,8	5,2±0,7

Однако с уменьшением разницы альтитуд местообитаний сосны до 300-350 м возникают частичное перекрытие фенофаз их пыления-"цветения" и вероятность межпопуляционных скрещиваний (Стрельцова и др., 1991; Санников, 1993; Петрова, Санников, 1996; Петрова, Онищенко, 2000; Филиппова, 2001).

Таблица 3. Средняя фенологическая изоляция горных популяций сосны обыкновенной (%)

Годы наблюдений	Перекрытие фенофаз "цветения" и пыления	Степень изоляции, Iph	Обратное перекрытие фенофаз пыления и "цветения"	Степень изоляции, Iph
<i>Украинские Карпаты, предгорья (420 м) - г. Сокол (850-950 м)</i>				
1989-1992	4,7±1,9	95,3±1,8	4,7±1,9	95,3±1,9
<i>Северный Кавказ, предгорье (1350 м) – высокогорье (2070 м)</i>				
1999-2000	0	100,0	0	100,0
<i>Северный Кавказ, предгорье (1350 м) – среднегорье (1550 м)</i>				
1999-2000	83,0±1,0	17,0±1,0	83,5±0,5	16,5±0,5
<i>Северный Кавказ, предгорье (1350 м) – среднегорье (1850 м)</i>				
1999-2000	0	100,0	0	100,0
<i>Северный Кавказ, среднегорье (1550 м) - среднегорье (1850 м)</i>				
1999-2000	9,6±2,7	90,4±2,7	8,8±1,3	91,2±1,3
<i>Южный Урал</i>				
1990	2,0	98,0	3,0	97,0

Следует учесть, что в нисходящем по рельефу направлении происходит поток генов через миграцию семян. Во множестве поколений между соседствующими субпопуляциями и био группами древесных растений, произрастающими на различной высоте, осуществляются "эстафетные" потоки генов. Они "размывают" фенологически индуцируемые и поддерживаемые на некотором уровне отбором и другими микрорезволюционными факторами генетические различия между смежными субпопуляциями, сводя их до более или менее резко выраженного клина (градиента). В этом отношении соседствующие разновысотные поселения сосны обыкновенной в горах принципиально отличаются от смежных поселений этого вида на суходолах и верховых болотах равнин, где они образуют четко выраженную хорологически определенную границу.

## 5.2. Дистанционная изоляция

**5.2.1. Равнинные популяции.** Результаты изучения распространения пыльцы от опушки лесного массива на пологоволнистых предгорных равнинах Прикарпатья и Южного Урала свидетельствуют, что несмотря на различия в абсолютной плотности пыльцевого потока (ППП) форма кривых относительной концентрации пыльцы в этих двух регионах характеризуется существенной общностью. Отмечается резкое падение количества пыльцы (до 50-80% от исходного в лесу) на протяжении первых 50 м. По-видимому, это

обусловлено усилением турбулентности воздушного потока и «ветровой тенью» за пределами стены леса (Валендик, 1968). Далее, вплоть до 200-300 м от опушки, ППП стабилизируется на уровне 40-70%, а еще дальше плавно снижается, составляя 30-60% на расстоянии 500 м, 5,2% - 700 м, 2,9% - 1 км и, наконец, 0,5-0,7% на дистанции 5 км. Таким образом, можно констатировать значительный, по-видимому, вполне достаточный для межпопуляционных скрещиваний уровень концентрации пыльцы лишь на расстоянии до 1 км.

Аналогичные по форме кривым ППП, но более круто падающие кривые характерны и для распространения семян сосны от стен леса и небольших фрагментов древостоя (Петрова, Санников, 1996). Подавляющая часть семян (до 95%) распространяется не далее 250-300 м от материнского древостоя, и лишь доли процента их расселяются до 500 м. Таким образом, средняя скорость массовой анемохорной миграции популяций сосны, по-видимому, не должна превышать 20 км, а максимальная скорость – 60 км в тысячелетие. Это на три порядка величин меньше скорости потока генов через пыльцу, которая у сосны распространяется на десятки и сотни километров в год посредством общеландшафтных пыльцевых облаков (Koski, 1970), или скорости гидрохорной миграции семян, которая по течению равнинных рек, возможно, также достигает нескольких сотен километров в год (Санников, 1976).

**5.2.2. Горные популяции.** Высокие горные хребты и массивы механически препятствуют латеральному распространению потоков пыльцы между сообществами растений, приуроченными к соседним межгорным долинам. Можно предположить, что конвекционно восходящие вверх по склонам потоки теплого воздуха и пыльцы, быстро охлаждаясь и увлажняясь в верхних поясах гор, могут оседать на поверхности растений и почв («pollen gain», по Sarvas, 1962).

По нашим наблюдениям, наибольший вклад в обмен между разновысотными популяциями вносят восходящие пыльцевые потоки. На хребте Зигальга (Южный Урал) с 7 по 9 июня 1990 г., когда «пылила» лишь предгорная популяция, мы обнаруживали пыльцу по всему вертикальному профилю трансекты протяженностью 2,5 км (от 450 до 850 м над уровнем моря). Оказалось, что из низкогогорного сообщества около 30% пыльцы заносится в среднегорный ярус, а около 10-15% - в сообщества верхнего яруса. Основная же часть пыльцы оседает в низкогогорном поясе (до 55-60%). Нисходящие потоки пыльцы на южном склоне хребта Зигальга были значительно меньше и наблюдались преимущественно в ночное время.

На горе Косьвинский Камень (Северный Урал) наибольший вклад потока пыльцы (28-32%) из низкогогорной субпопуляции (400 м над уровнем моря) был выявлен в верхней

части склона (750-800 м), средней же («вогнутой») части склона достигало лишь 10-15%. Обратная иммиграция нисходящего потока пыльцы из верхней части склона в среднюю составила лишь 13%, а в нижнюю - 17%.

В целом наши данные подтверждают правило “давления восходящего потока генов”, установленное Ю. К. Подгорным (1982) в горах Крымской Яйлы для *Pinus pallasiana*. При перепаде высот более 400 м пыльца, налетевшая снизу, в поселениях сосны верхних частей склонов неэффективна, поскольку женские стробилы деревьев здесь в это время еще не рецептивны. Однако при меньших перепадах высоты фенологическая изоляция лишь частична. Между соседствующими разновысотными ценопопуляциями во множестве поколений происходит непрерывная “эстафетная” передача генов. Кроме того, наши наблюдения в Карпатах показали, что по течению горных рек (Ломница) семена сосны обыкновенной и ели европейской распространяются и формируют жизненный самосев на расстояние как минимум 17-20 км. Поэтому все разновысотные популяции одного речного бассейна генетически связаны нисходящими по рельефу потоками генов.

**5.2.3. Интегральная изоляция популяций.** На основе количественного изучения фенологической и дистанционной изоляции популяций с учетом типа ареала, а также полуколичественной (балльной) оценки степени их горно-механической изоляции и числа поколений (их существования в данном местообитании) нами разработан и апробирован метод расчета индексов общей (интегральной) репродуктивной изоляции популяций. Рассчитанные по вышеприведенной формуле параметры интегральной репродуктивной изоляции смежных горных поселений сосны обыкновенной, позволили выявить достаточно тесную связь ( $r = +0,45$ ) величины генетической дистанции Нея  $D_N$  (Nei, 1972) с индексом интегральной изоляции популяций ( $I_{int}$ ) в условиях дизъюнктивного ареала, аппроксимируемую уравнением:  $\lg(D_N) = 0,174 I_{int} \times - 4,871$ . Полученная связь открывает возможность дальнейшего изучения относительной роли различных факторов репродуктивной изоляции в генетической дифференциации популяций.

### 5.3. Классификация типов изоляции

Приведена логическая схема основных типов изоляции и соответствующих им типов границ и градиентов популяций сосны обыкновенной в равнинных и горных регионах. Согласно схеме, большая часть встречающихся в природе типов границ природных популяций является результатом длительного действия одного из четырех типов репродуктивной изоляции – фенологической, дистанционной, горно-механической и гидрохорной – или результатом их совместного действия.

## ГЛАВА 6. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

### 6.1. Локальные популяции

**6.1.1. Равнинные болотные и суходольные популяции.** Дискриминантный анализ комплекса количественных морфологических признаков шишек смежных суходольных и болотных популяций (*Pineta sphagnosa*) в Западной Сибири выявил наибольшие межпопуляционные фенотипические различия именно в этой группе ( $D^2$  от 9,1 до 11,8, в среднем  $10,12 \pm 0,48$ ). Несколько меньшие величины расстояний Махаланобиса выявились между парами выборок болото - суходол в южной части лесной зоны Русской равнины ( $D^2$  от 7,9-9,2, в среднем  $8,70 \pm 0,40$ ). Эти различия между смежными выборками, удаленными на незначительные расстояния (не более чем на 300 м), оказались выше, чем между географически удаленными популяциями в суходольной или болотной группах. Так, в условиях Западной Сибири расстояние Махаланобиса между суходольными выборками, расположенными на расстоянии от 35 до 1425 км, колеблется в пределах от 4,9 до 9,1 (средняя величина  $D^2 = 6,78 \pm 0,36$ ), а между болотными выборками на таких же расстояниях - от 2,8 до 6,5 (средняя величина  $D^2 = 4,34 \pm 0,36$ ). Это означает, что градиенты фенотипических расстояний между смежными популяциями на суходоле и болоте, вычисленные по отношению к реальным расстояниям между этими популяциями, на порядок величин больше, чем между популяциями в суходольных местообитаниях на тех же расстояниях.

На Русской равнине в суходольной группе эти различия несколько выше - от 8,4 до 10,1 (в среднем  $9,46 \pm 0,54$ ), а в болотной группе - от 4,7 до 7,1 (в среднем  $5,86 \pm 0,31$ ).

Таким образом, можно констатировать значительную фенотипическую дифференциацию смежных болотных и суходольных популяций в равнинных регионах бореальной зоны Северной Евразии.

**Окраска микростробилов.** В подзоне предлесостепи Западной Сибири в выборках из группы суходольных сосняков-зеленомошников доля фиолетовой формы микростробилов (в среднем  $9,58 \pm 0,56\%$ ) достоверно выше ( $t=4,44$ ,  $p<0,05$ ), чем в соседствующих болотных популяциях сосняка кустарничково-сфагнового ( $3,94 \pm 0,38\%$ ). Доля особей с желтыми пыльниками составляет соответственно  $80,70 \pm 1,13\%$  и  $87,89 \pm 0,65\%$  ( $t=6,67$ ,  $p<0,05$ ). При этом частоты фенотипов окраски микростробилов в смежных болотных выборках, расположенных на расстоянии до 1 км друг от друга, различаются несутественно. В подзоне средней тайги Западной Сибири, Южной Карелии и Русской равнины доля особей сосны с фиолетовыми пыльниками в условиях болота, напротив достоверно выше ( $t = 6,8$ ;  $p<0,05$ ), чем на соседних суходолах. В условиях Южной Карелии соотношение фиолетовых и жел-



тых форм в двух парах выборок "болото - суходол" почти не различалось, но в трех случаях доля фиолетовых форм, так же, как и в средней тайге Западной Сибири, была выше на болоте ( $t = 6,8$ ,  $p < 0,05$ ). В популяциях Русской равнины эта тенденция сохраняется.

**Фенотипический анализ потомств на выравненном экофоне.** Метод фенотипического анализа потомств от свободного опыления на выравненном экофоне, применявшийся многими исследователями (Turesson, 1922; Clausen et al., 1940; Синская, 1963; Wright, 1976; Роне, 1980), в значительной степени снимает экологическую вариацию, позволяя в первом приближении выявить роль генетических факторов в межпопуляционной изменчивости. В посевах полусибов изучавшихся нами заболоченных и суходольных популяций на выравненном экофоне (открытого песчаного грунта) в подзоне предлесостепи Западной Сибири грунтовая всхожесть семян суходольной сосны ( $73,7 \pm 6,2\%$ ) оказалась в полтора раза большей, чем у семян болотной ( $51,7 \pm 4,9\%$ ). Выживаемость сеянцев с суходола на 22-й год оказалась в несколько раз выше (23%), по сравнению с таковой у болотной сосны (5%).

В лабораторных экспериментах при оптимальном режиме температуры ( $24^\circ \text{C}$ ) и влажности песчаного субстрата (20 %) энергия прорастания и всхожесть семян у деревьев болотных популяций во всех изучавшихся подзонах Западной Сибири также достоверно (примерно в полтора раза) ниже, чем у деревьев соседствующих суходольных поселений. Наибольшие различия по этому важному экофизиологическому параметру между смежными популяциями получены для Зауралья и Западной Сибири ( $p < 0,001$ ). Количество всходов на 50-й день с начала опытов в выборках с суходола колебалось от 72,0 до 82,3%, а с болота - от 42,9 до 54,7%. Аналогичные различия получены и в парах «болото-суходол» Русской равнины, Карелии и Прикарпатья.

В посевах семян из болотных поселений отмечена достоверно большая, чем из смежных суходолов, встречаемость проростков с четырьмя семядолями (разница достоверна,  $p < 0,005$ ), но в 3,5 раза меньшая встречаемость проростков с семью семядолями. Кроме того, на болоте единично встречаются проростки с двумя семядолями, которые отсутствуют на суходоле, а на суходоле найдены проростки с восемью семядолями, которых нет на болоте.

В посевах семян из популяций южной части Западной Сибири и Русской равнины уже в месячном возрасте большинство проростков болотной сосны приобрело фиолетовую окраску ( $74,8 \pm 4,0\%$ ), что свидетельствовало о начале предзимнего вызревания их тканей. В то же время семядоли проростков суходольной сосны были зеленовато-желтоватого цвета

(разница достоверна,  $p < 0,001$ ). Достоверные различия найдены и по содержанию пигментов первичной хвои у однолетних всходов (Петрова, Санников, 1996).

По В. М. Роне (1980), признаки начала и конца вегетации характеризуются высокими коэффициентами наследования и могут служить генетическими маркерами. В наших экспериментах у сеянцев болотного происхождения весенний рост ежегодно начинался позднее, а завершался на 3-5 дней раньше, чем у сеянцев суходольного происхождения.

Наиболее существенные альтернативные морфогенетические различия обнаружены нами в строении главных корней сеянцев с суходола и смежного болота. В семилетнем возрасте 95% суходольных растений имели хорошо выраженный вертикальный корень, но у растений болотного происхождения таковой был только у 7% особей, а на 22-й год жизни вертикальные корни у болотных сеянцев вообще отсутствовали. Можно предположить, что эта особенность корней ювенильных сосен болотного происхождения является генетически фиксированной морфологической адаптацией к условиям среды верховых болот.

Лабораторный анализ показал, что выживаемость проростков суходольных популяций подзоны предлесостепи Зауралья при минимальной семипроцентной влажности субстрата составляет  $23,8 \pm 2,3\%$ , более чем вдвое превышая выживаемость менее засухоустойчивых "болотных" проростков сосны ( $10,3 \pm 0,6\%$ ).

**6.1.2. Разновысотные горные популяции.** Фенотипический анализ комплекса количественных признаков шишек разновысотных ценопопуляций сосны обыкновенной в Карпатах и на Южном Урале, произрастающих в предгорьях (420-500 м над уровнем моря) и в верхней части склонов (850-950 м над уровнем моря) выявил статистически достоверные различия между ними ( $D^2$  - 8,4-49,1,  $p < 0,001$ ).

Максимальные различия найдены в условиях дизъюнктивного ареала в Карпатах ( $D^2$  - от 4,5 до 21,2) и слабо дизъюнктивного ареала на Северном Кавказе ( $D^2$  - 12,5-22,5, см. табл. 4). Эти различия существенно меньше в условиях непрерывного ареала на Северном Кавказе (5,8-7,4) и частично дизъюнктивного ареала на Южном Урале (8,4-10,8). Аналогичное повышение величины дистанции Махаланобиса отмечается и между островными степными борами Тургайской ложбины по сравнению с лесостепной зоной (рис. 3, в). В общем же нарастание фенотипической дифференциации популяций тесно связано с типом их ареала и географической удаленностью.

В целом во всех трех изучавшихся горных регионах наблюдается достоверная фенотипическая дифференциация разновысотных поселений сосны по комплексу морфологических признаков шишек. Эти различия в значительной степени генетически обуслов-

лены, что подтверждается результатами проведенного нами иерархического дисперсионного анализа: 28,7% общей дисперсии приходится на долю генетической вариации.

Таблица 4. Расстояния Махаланобиса  $D^2$  между разновысотными поселениями сосны

Горная страна, тип ареала	Пары выборок	$D^2$	Горная страна, тип ареала	Пары выборок	$D^2$
Карпаты, дизъюнктивный ареал	Тд/Ск	20,1	Северный Кавказ, дизъюнктивный ареал	Тб <sub>1</sub> /Тб <sub>3</sub>	21,2
	Мз/Ск	4,5		Тб <sub>1</sub> /Тб <sub>2</sub>	22,5
	Вг/Ск	7,2		Тб <sub>2</sub> /Тб <sub>3</sub>	12,5
Северный Кавказ, непрерывный ареал	Тбн/Тбв	6,2	Южный Урал, частично дизъюнктивный ареал	Зг <sub>1</sub> /Зг <sub>3</sub>	8,4
	Тбн/Тбс	5,8		Зг <sub>1</sub> /Зг <sub>2</sub>	10,8
	Тбс/Тбв	7,4		Зг <sub>2</sub> /Зг <sub>3</sub>	10,4

Примечание. При  $D^2 < 3,0$  различия недостоверны. Шифры выборок: Зг<sub>1</sub>, Зг<sub>2</sub>, Зг<sub>3</sub> - Зигальга, высота 420, 650 и 900 м над уровнем моря соответственно; Вг - Выгодская (450 м); Ск - Сокол (850 м); Тд - Турова дача (420 м); Тб<sub>1</sub>, Тб<sub>2</sub>, Тб<sub>3</sub> - Теберда (1350, 1850 и 2070 м); Тбн, Тбс, Тбв - (1350, 1850 и 2070 м).

В горных популяциях Карпат прослеживается снижение числа смоляных каналов на поперечном срезе хвои по сравнению с предгорными поселениями. Их число в горных популяциях не превышает 5-7, в то время как на прилегающей равнине (Мизуньская популяция) достигает 11.

В разновысотных популяциях Украинских Карпат достоверные различия по окраске микростробилов найдены между предгорной популяцией (Турова дача, 400 м над уровнем моря) и популяцией на г. Сокол (850 м над уровнем моря). Доля фиолетовой формы с нарастанием высоты над уровнем моря увеличивается и составляет в высокогорной популяции 25,5%, доля желтой формы - 45,4%, а переходной формы - 29,1%. В предгорной популяции фиолетовая форма составляет лишь 8%, желтая форма - 60%, переходная - 32%. Аналогичные данные об увеличении доли фиолетовой окраски пыльников в горных популяциях сосны обыкновенной по сравнению с предгорной (Турова дача) приводятся Р. Т. Волосянчуком (1995). На Южном Урале различия в окраске микростробилов из разновысотных поселений сосны недостоверны. В целом окраска пыльников не коррелирует с высотой местообитания над уровнем моря и, по-видимому, зависит от случайного дрейфа генов (Steven, Carlisle, 1959; Правдин, 1964).

В высокогорных популяциях Карпат встречаемость проростков с шестью и семью семядолями возрастает (29,5-40,0 %) по сравнению с низкогорными (18,5% и 31% соответственно). Коэффициент корреляции между высотой над уровнем моря и средним числом семядолей составляет  $r = +0,78 \pm 0,09$ .

В наших экспериментах выживаемость проростков сосны из высокогорных сообществ сосны обыкновенной, произрастающих на высоте 800-900 м над уровнем моря в

Карпатах и на Южном Урале, после трехчасового воздействия температуры воздуха - 4°C, оказалась более чем в полтора раза выше, чем проростков из предгорных популяций (с высоты 400-450 м). Напротив, после воздействия высокой температуры +50° выживаемость проростков из горных популяций оказалась достоверно ниже ( $43,3 \pm 4,9\%$ ), чем из предгорных популяций ( $57,6 \pm 6,0\%$ ). В целом опыты свидетельствуют о существенных различиях в толерантности проростков сосны из разновысотных горных популяций.

### 6.2. Географические группы популяций

В Зауральских провинциях Западной Сибири и Северном Тургае находится меридиональный ряд массивов сосновых лесов, протянувшийся на 1500 километров от северной границы ареала *Pinus sylvestris* в подзоне предлесотундры (бассейн р. Сыни) до ее южной границы в южной степи (Наурзумский бор). В южной части этого профиля островные боры представляют географические группы популяций, дистанционно в течение длительного времени репродуктивно изолированные друг от друга. Резкое увеличение дистанций Махаланобиса ( $D^2$ ) по количественным признакам шишек установлено нами при переходе от Боровского островного массива к Аракарагайскому (с 5,0 до 45,0). "Градиент фенотипического расстояния Махаланобиса", вычисленный нами как отношение дистанции Махаланобиса между популяциями к расстоянию на местности между ними (в км), почти не изменяется (0,05-0,08) на протяжении южной части лесной зоны вплоть до степи (Боровое, см. рис. 3, в). В дальнейшем – от Боровского массива до Аманкарагая - он увеличивается на порядок величин (до 0,45-0,97), но при переходе от Аманкарагая к Наурзумскому бору снова уменьшается в несколько раз (0,16). При этом отмечается сопряженный характер фенотипических и генетических параметров.

Клиальное увеличение числа смоляных каналов хвои в направлении с севера на юг ареала было выявлено ранее в европейской части ареала сосны обыкновенной (Sokolovski, 1931; Козубов (1962) и в Арало-Тургае (Мамаев, 1972). Нами достоверная разница по этому параметру выявлена только между популяциями лесостепи Притоболья (Ик - 8,5) и Наурзумским бором (13,0).

### 6.3. Дифференциация популяций на уровне ландшафтных стран

Для выявления степени дифференциации фенотипической структуры популяций *Pinus sylvestris* в центральной части ее ареала по комплексу количественных признаков шишек был применен дискриминантный анализ. Изученные выборки на плоскости главных компонент подразделились на четыре четко очерченных агрегации точек (А, В, С, D).

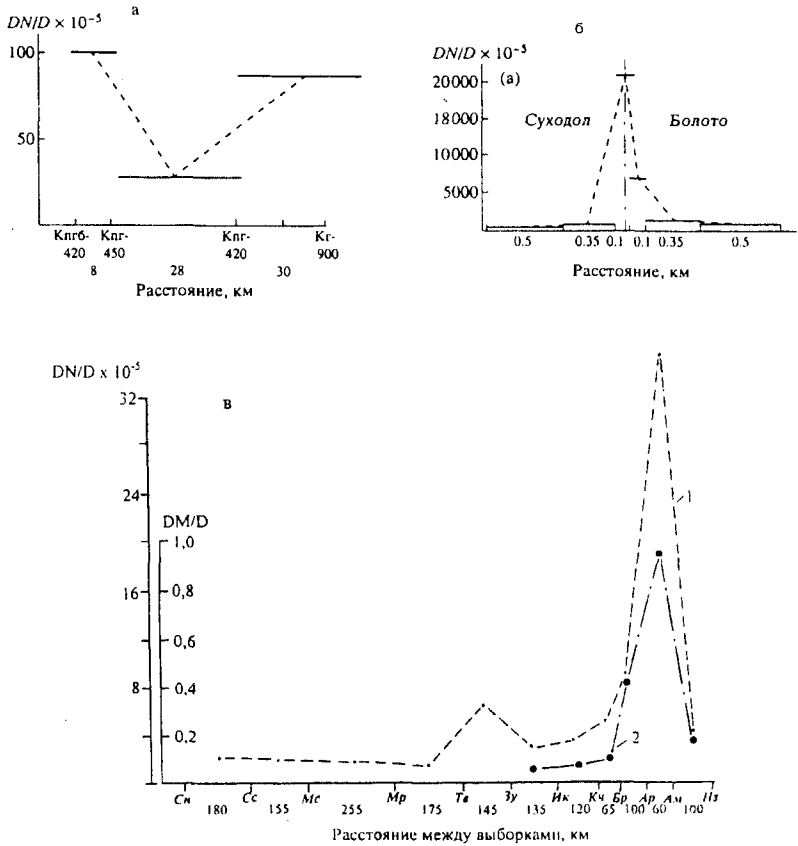


Рис. 3. Градиенты генетической дистанции (Nei, 1972) в горных и равнинных сосновых лесах: а – Карпаты; Кпгб-420 – предгорья, болото, 420 м над уровнем моря; Кпг-450 – предгорья, 450 м; Кпг-420 – предгорья, 420 м; Кг-900 – гора Сокол, 900 м; б – трансект суходол – болото в подзоне предлесостепи Западной Сибири; в – градиенты генетических и фенотипических расстояниях Махаланобиса вдоль трансекты Завралье – Северный Тургай.

В группу А отчетливо обособились выборки из региона Украинских Карпат. В пределах этой группы максимальная дифференциация отмечается между предгорной популяцией Турова дача (Тд) и популяцией на г. Сокол (Ск). Предгорные карпатские популяции, принадлежащие к суходольному и болотному экотопам (Мз, Вг), фенотипически ближе друг к другу, чем разновысотные. Уровень их различий сопоставим с таковым между болотными и суходольными парами выборок в группе В. Группа В включает европейские выборки из локальных экологических контрастных экотопов ("болото-суходол"). Популяции Русской равнины в целом составляют компактную совокупность, но весьма существенно отделяются от популяций Украинских Карпат и особенно Северного Кавказа ( $17,5 \leq D^2 \leq 41,2$ ,  $p < 0,001$ ). Группа С объединила разновысотные горные выборки Северного Кавказа. И, наконец, в группу D вошли равнинные западносибирские и северо-тургайские выборки, а также разновысотные горные популяции *Pinus siilvestris* Южного Урала и выборки с Дальнего Востока (Свб, Тнд, Ннг).

Кластерный анализ матрицы на основе расстояний Манхеттена выделяет те же четыре достоверно различающиеся группы выборок. Сопоставление средних фенотипических расстояний Махаланобиса между группами популяций ландшафтно-географических стран (рис. 4, а) подтверждает оценку дифференциации, полученную по методу главных компонент. Наибольшие различия в фенофонде на уровне расы (или подвида), в соответствии со шкалой В. П. Путенихина (2000), выявлены между северокавказской группой, с одной стороны, и остальными группами (11,5-41,2), а также между карпатской (12,9-35,6) и восточносибирской (7,8-30,0), с другой. Близкий уровень различий найден между выборками Русской равнины и Украинских Карпат (17,5), а также Русской равнины и северокавказскими выборками (17,4).

На рис. 4, а показано, что группа популяций центральной части ареала - Западной Сибири - фенотипически наименее дифференцирована от всех соседних групп - Русской равнины, Центрального Казахстана и Средней Сибири ( $D^2$  3,4-12,9). Наибольшим уровнем подразделенности от соседних групп ландшафтных стран центральной части ареала (4,6-41,2) характеризуются маргинальные группы популяций ландшафтных стран южной и восточной окраин ареала - Северного Кавказа, Приамурья, Карпат и Восточной Сибири.

## Глава 7. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

### 7.1. Локальные смежные популяции

**7.1.1. Равнинные субпопуляции на суходоле.** В подзоне предлесостепи и средней тайги Западной Сибири генетические дистанции Нея ( $D_{N72}$ ,  $D_{N78}$ ) между непосредственно

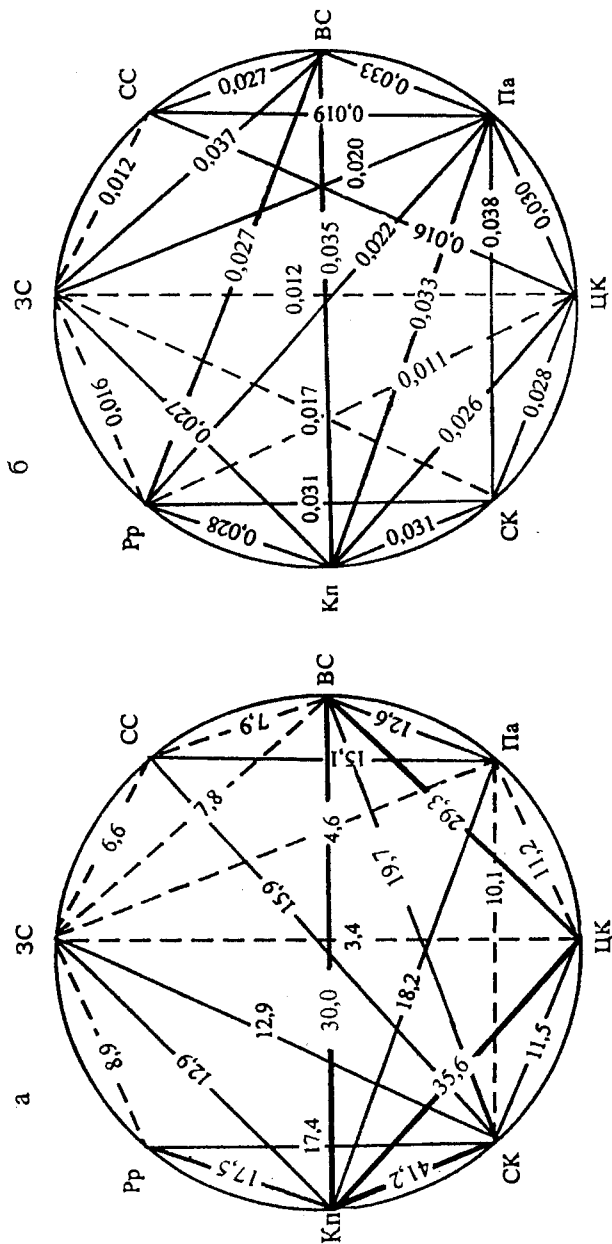


Рис. 4. Средние фенетические дистанции Махаланобиса (а) и средние генетические дистанции (б) Ней (1972) между ландшафтно-географическими группами *Pinus sylvestris* L.: ЗС - Западная Сибирь; СС - Средняя Сибирь; ВС - Восточная Сибирь; Па - Приамурье; ЦК - Центральный Казахстан; СК - Северный Кавказ; Кп - Карпаты; Рр - Русская равнина.

соседствующими выборками из популяций, произрастающих на расстоянии не далее 1 км друг от друга в пределах одной фации сухоходольных сосняков на песчаных надпойменных террасах рек, по несмешанным оценкам  $D_{N78}$  чаще всего отсутствуют, а по  $D_{N72}$  не превышают 0,001-0,003. В большинстве случаев их следует относить к единым генетически однородным метапопуляциям.

**7.1.2. Равнинные субпопуляции на болоте.** Несколько большая степень генетической подразделенности выявлена нами между смежными выборками деревьев сосны в пределах одного обширного (ширина 2 км) верхового болотного массива в подзоне предлесостепи Западной Сибири по сравнению с таковой между выборками из смежных сухоходольных биогеоценозов. На болоте дистанция  $D_{N72}$  между выборками, расположенными на расстоянии 250-500 м друг от друга, составила в среднем  $0,005 \pm 0,001$ , а на смежном суходоле  $0,003 \pm 0,001$ . Значительную подразделенность аллельной структуры демов на верховом болоте впервые отметил В. А. Духарев (1984). Генетическая подразделенность ( $F_{st}$ ) между всеми изучавшимися 10 выборками сосны, произрастающими в условиях олиготрофных сфагновых болот в пределах Русской равнины и Западной Сибири (6,4%), вдвое выше таковой между выборками, произрастающими на суходолах (2,8-3,8%).

Низкая генетическая подразделенность смежных выборок в пределах одного ландшафтно-экологического урочища (суходола или сфагнового болота) может быть обусловлена синхронностью фазов фазы цветения-“цветения”, а также сходством условий среды и векторов естественного отбора в пределах экологически однородных популяций.

**7.1.3. Смежные сухоходольные и болотные популяции.** Попарный анализ генетических дистанций Нея (Nei, 1972) между сухоходольными популяциями сосны в группах типов леса *Pineta hylocomiosa*, *P. cladinoso* и смежными болотными (на верховых болотах группы *Pineta sphagnosa*) в южной части лесной зоны показал следующее.

В подзонах южной тайги и предлесостепи Русской равнины и Западной Сибири, где интегральная изоляция между смежными сухоходольными и болотными популяциями колеблется в пределах от 0,98 до 1,50,  $D_{N72}$  между ними изменяется в пределах от 0,007 до 0,023 (в среднем  $0,016 \pm 0,003$ ). Согласно шкале К. В. Крутовского и др. (1989), эта разница соответствует популяционному рангу. В подзоне средней тайги, где фенологическая изоляция существенно ниже, а интегральная изоляция в полтора-два раза меньше (0,64),  $D_{N72}$  между сухоходольными и болотными выборками уменьшается в несколько раз, составляя в среднем  $0,008 \pm 0,001$ . По-видимому, это обусловлено более поздним появлением сосны обыкновенной в последней подзоне (Нейштадт, 1957, 1976) и ее расселением с суходола на верховые болота, а также меньшим числом поколений изоляции (Петрова и др., 1989) и временем



действия всех других факторов микроэволюции. В целом можно констатировать значительное уменьшение (в несколько раз) генетической дифференциации смежных суходольных и болотных выборок в направлении от подзоны предлесостепи (внеледниковая зона) к подзоне северной тайги (ледниковая зона).

Согласно шкале генетических дистанций между внутривидовыми генетико-таксономическими категориями, построенной нами для сосны обыкновенной (см. табл. 8), различия между смежными суходольными и болотными выборками в северной и средней тайге Западной Сибири в большинстве случаев не достигают популяционного ранга и их можно рассматривать лишь как части (субпопуляции) крупных метапопуляций ландшафтных регионов, включающих суходольные и болотные фации (табл. 5).

В среднем по Западной Сибири генетическая дистанция  $D_{N72}$  между суходольной и болотной сосной составляет  $0,013 \pm 0,003$  и сопоставима с таковой между суходольными выборками, удаленными друг от друга на сотни километров. С другой стороны, генетическая дифференциация соседствующих болотных и суходольных популяций в несколько раз выше, чем между смежными суходольными выборками, и более чем в два-три раза выше, чем между смежными болотными.

Таблица 5. Генетические дистанции (Nei, 1972, 1978) между смежными болотными и суходольными популяциями лесной зоны Западной Сибири

Популяции	$D_{N72}$	$D_{N78}$
<i>Средняя тайга</i>		
МСс – МСб*	0,008	0,004
Мрс- Мрб	0,007	0,003
$M_x \pm m_x$	$0,008 \pm 0,001$	$0,004 \pm 0,001$
<i>Южная тайга</i>		
Твс - Твб	0,007	0,004
Исс - Исб	0,016	0,011
Тмс - Тмб	0,007	0,003
$M_x \pm m_x$	$0,010 \pm 0,003$	$0,006 \pm 0,002$
<i>Предлесость</i>		
Зус - Зуб	0,021	0,017
Зус - Зуб	0,023	0,018
$M_x \pm m_x$	$0,022 \pm 0,001$	$0,018 \pm 0,001$
$M_x \pm m_x$ по Западной Сибири)	$0,013 \pm 0,004$	$0,009 \pm 0,004$

Шифры выборок: Исс - Исеть, суходол; Исб - Исеть, болото; Мрс - Междуреченский, суходол; Мрб - Междуреченский, болото; Тмс - Томск, суходол; Тмб - Томск, болото; \* - данные В. Л. Семерикова.

На территории северо-запада Русской равнины, смежных регионов Карелии и в предгорьях Карпат, где фенологическая изоляция суходольных и болотных популяций существенно меньше (19-30%), чем в Западной Сибири, индекс интегральной изоляции по-

пуляций также в несколько раз меньше (0,009-0,036). И только в восточной части Русской равнины он примерно такой же, как в Западной Сибири (1,8). Средняя  $D_{N72}$  между болотными и суходольными популяциями равнинных и предгорных регионов Европейской территории России во внеледниковой зоне составляет  $0,012 \pm 0,001$ .

На рис. 3, 6, показаны изменения ГГД на трансекте, пересекающей один из наиболее распространенных и резко выраженных ландшафтно-экологических рубежей в сосновых лесах бореальной зоны Евразии. Это - граница между суходольными сосняками и сосняками на верховых сфагновых болотах (*P. sphagnosa*), или "рямах" в подзоне предлесостепи Западной Сибири. Графический анализ ГГД по Нею (Nei, 1972) наглядно свидетельствует о их резком скачке на границе суходола и болота. В пределах суходола, с одной стороны, или болота, с другой стороны, ГГД между соседствующими выборками в несколько раз меньше, чем между смежными выборками на границе болота и суходола. В целом в равнинных регионах внеледниковой зоны на границе между болотом и суходолом ГГД на порядок величин выше, чем между удаленными на такое же расстояние смежными суходольными или болотными выборками.

В пределах того или иного равнинного ландшафтного региона суходольные популяции сосны, с одной стороны, и популяции на верховых болотах, с другой стороны, можно объединить в две крупные совокупности эколого-генетически относительно однородных групп популяций (Санников и др., 1976) – суходольных и болотных. Эти эдафически обусловленные суходольные и болотные группы популяций соответствуют понятию "экотипов" в смысле Г. Турессона (Turesson, 1922), так как характеризуются не только экологическими, но и существенными популяционно-генетическими различиями. Однако они не соответствуют понятию "экотипов" в смысле Н. П. Кобранова (1912), Л. Ф. Правдина (1964), Е. Г. Боброва (1978) и "экад" в смысле В. Н. Сукачева (1905), которые считали смежные болотные и суходольные популяции генетически идентичными.

**7.1.4. Горные разновысотные популяции и субпопуляции.** В соответствии с синтетической теорией эволюции существенные различия в условиях среды, фенологии, демографической структуре предгорных и горных популяций *Pinus sylvestris*, а также в микроэволюционном возрасте и, как следствие, в направлении и интенсивности действия отбора и других элементарных эволюционных факторов (мутаций, изоляции, дрейфа генов), должны приводить к дифференциации их генетической структуры (Завадский, 1968; Майр, 1970, 1974; Тимофеев-Ресовский и др., 1973). При этом, в зависимости от типа ареала (непрерывный, слабо- или резко дизъюнктивный), особенностей репродуктивной систе-

мы и степени изоляции смежных разновысотных популяций древесных растений уровни их генетической дифференциации могут существенно различаться.

**Карпаты.** Небольшие горные популяции («изоляты») сосны карпатского региона длительно и надежно разобщены сообществами с доминированием других хвойных (*Picea abies*, *Abies alba*) и широколиственных видов (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*, *Q. robur*). Интегральная репродуктивная изоляция, обусловленная совместным действием фенологической, пространственной и горно-механической форм изоляции, достигает здесь 1,1-8,9. Как следствие, генетическая подразделенность популяций сосны обыкновенной здесь максимальна ( $F_{st} = 7,2$ ), а величина генного потока низка ( $N_{em} = 3,2$ ).

Генетическая дифференциация предгорных изолятов, не разобщенных высокими горными массивами, в несколько раз ниже ( $D_{N72} = 0,011$ ), чем горных, расположенных на высоте 850-1200 м над уровнем моря в Карпатах ( $D_{N72} = 0,031 \pm 0,004$ ). В предгорьях Карпат параметр  $F_{st}$  почти в два с половиной раза ниже (2,6).

Генетическая дистанция ( $D_{N72}$ ) между разновысотными предгорными и горными популяциями составляет 0,015-0,036 (в среднем -  $0,024 \pm 0,002$ ). Эта величина несколько меньше, чем средняя генетическая дистанция между горными популяциями, но в два раза больше, чем между одновысотными предгорными выборками в Карпатах ( $D_{N72} = 0,011$ ) и популяциями сосны на Русской равнине ( $0,017 \pm 0,002$ ), отстоящими на сотни и тысячи километров друг от друга. ГГД между двумя выборками из предгорной части северного макросклона (Турова дача на высоте 420 м и Выгодская - 450 м), расположенными на расстоянии 28 км друг от друга, составляет  $28 \times 10^{-5}$  (рис. 3, а). В то же время ГГД между предгорной Туровой дачей и отстоящей на такое же расстояние небольшой (22 га) изолированной популяцией на горе Сокол (высота около 900 м над уровнем моря), в три раза больше ( $87 \times 10^{-5}$ ). Кластерный анализ (UPGMA) выявил две группы популяций, которые обладают специфичным генофондом. К первой группе относятся горные изоляты - Голятинская, Зеленская, Мшанская, г. Сокол и обособленная Горганская - занимающие верхние высотные уровни (850-950 м над уровнем моря). В другую группу входят все предгорные и низкогорные популяции, расположенные на высоте 450-650 м над уровнем моря (рис. 5).

**Южный Урал.** В связи с относительно высокими уровнем интегральной изоляции (1,46) слабо дизъюнктивные разновысотные выборки, произрастающие на юго-восточном склоне хребта Зигальга на высоте 600 и 850 м над уровнем моря на расстоянии всего 500 м друг от друга, генетически различаются весьма существенно. По нашим данным (Стрельцова и др., 1991), подтвержденным Т. В. Филипповой (1999), генетическая дистанция  $D_{N72}$  между ними составляет 0,015-0,016 (табл. 6). Это соответствует норме для подразделенных

популяций многих хвойных видов, удаленных на расстояние в сотни километров друг от друга (Крутовский и др., 1989). Градиенты фенологической и интегральной изоляцией, а также генетической дистанции в этой части склона оказались в несколько раз большими, чем в нижней (Петрова и др., 2000). Аналогичное соотношение ГГД вдоль склона горы Косьвинский Камень на Северном Урале найдено Т. В. Филипповой (1999).

Таблица 6. Средние величины генетических дистанций по Нею (1972, 1978) между разновысотными поселениями сосны обыкновенной

Выборки	Расстояние между выборками, км	$D_{N72}$	$D_{N78}$
<i>Непрерывный ареал (Северный Кавказ)</i>			
$M_x \pm m_x$ :	$0,7 \pm 0,2$	$0,003 \pm 0,000$	$0,000 \pm 0,000$
<i>Слабо дизъюнктивный ареал (Северный Кавказ)</i>			
Тбв-Тбн	1,3	0,011	0,007
<i>Частично дизъюнктивный ареал (Южный Урал)</i>			
$M_x \pm m_x$ :	1,8	0,015	
<i>Сильно дизъюнктивный ареал (Карпаты)</i>			
$M_x \pm m_x$ :	$45,2 \pm 3,9$	$0,024 \pm 0,002$	$0,021 \pm 0,001$

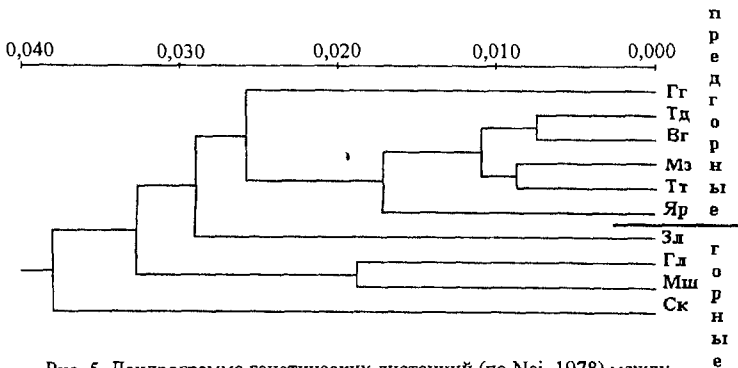


Рис. 5. Дендрограмма генетических дистанций (по Nei, 1978) между карпатскими разновысотными популяциями *Pinus sylvestris*.

**Северный Кавказ.** В северокавказских выборках отмечается достоверно более низкая ( $p < 0,001$ ) гетерозиготность (19,8%) по сравнению с популяциями в Карпатах (23,0%) и на Южном Урале (35,6%). Этот тренд согласуется с повышенной гетерозиготностью популяций *Fagus sylvatica* L. в северной эволюционно молодой части ареала, отмеченной Б. Компс и др. (Comps et al., 2001). Невысокая подразделенность выборок (2,2%) и величина  $N_{em}$  свидетельствуют о значительном обмене генами в условиях преобладающего здесь непрерывного ареала. Несмотря на высокую степень фенологической изоляции разновысотных поселений сосны интегральная изоляция между ними сравнительно невелика (0,50-1,04), а  $D_{N72}$  составляет всего 0,003 (табл. 6). Однако в этом же регионе (Теберда) на другом горном склоне при слабо дизъюнктивном ареале (небольшие массивы сосны на скальных обнажениях, вкрапленные в общий фон грабовых, буковых, пихтово-еловых лесов), величина  $D_{N72}$  между ценопопуляциями на высотах 1350 и 2070 м над уровнем моря, достигает 0,011. В целом, все тебердинские выборки можно отнести к одной слабо подразделенной метапопуляции водосборного бассейна Кубани с единым генофондом (см. табл. 6).

В изучавшихся горных регионах (кроме Северного Кавказа) в условиях дизъюнктивного ареала наиболее резкие хорологические изменения в аллельной структуре популяций сосны обыкновенной установлены на переходе от средней части склонов (низкогорья на высоте около 600 м над уровнем моря) к верхней (среднегорья на высоте 850-900 м). К этому выводу мы пришли ранее в результате наблюдений на Южном Урале (Стрельцова и др., 1991). Возможно, это сопряжено, во-первых, с установленными именно в очерченной зоне максимальными градиентами гидротермических факторов среды и репродуктивной фенологической изоляции (Санников, 1993; Волосянчук, 1995; Петрова, Санников, 1996), а во-вторых - с повышением степени дистанционной и фитоценотической изоляции небольших массивов сосны в верхней части склонов.

Таким образом, популяции, произрастающие в различных высотных поясах, по-видимому, представляют либо одну относительно однородную популяцию (в случае непрерывного ареала), либо слабо подразделенные субпопуляции (при частично дизъюнктивном ареале) или, наконец, четко дифференцированные популяции (в случае резко выраженных изолятов) – см. табл. 6. При этом совокупности популяций, произрастающих на различных горных массивах и хребтах в аналогичных поясах, могут быть объединены в генетически специфичные относительно однородные высотные экотипы (в смысле Turesson, 1922).

### 7.2. Равнинные географически удаленные популяции

Между сухоходльными («фоновыми») географически удаленными популяциями сосны Западной Сибири, Русской равнины наблюдаются довольно слабая генетическая подразделенность ( $F_{st}=2,8\%$ ) и близкие параметры полиморфизма. В пределах лесной зоны Русской равнины популяции *Pinus sylvestris* более дифференцированы, чем популяции Западной Сибири. Диапазон изменчивости  $D_{N_{72}}$  европейских популяций значительно шире – от 0,009 до 0,031. Можно предположить, что в этой части ареала происходило смешение генных потоков популяций сосны обыкновенной, расселяющихся из двух разных центров происхождения: альпийско-карпатского и южно-уральского (Lang, 1994).

### 7.3. Географические группы популяций

Под географическими группами популяций мы понимаем длительно изолированные пространством (территорией, акваторией), горными хребтами или непригодными для выживания и расселения популяций факторами среды совокупности локальных популяций в пределах той или иной ландшафтной страны, характеризующиеся существенной общностью и спецификой генофонда по сравнению с другими группами популяций в пределах той же страны.

**Островные боры степной зоны.** Анализ ГТД между группами популяций сосны обыкновенной, произрастающими в трансзональном меридиональном ряду равнинных островных массивов сосновых лесов Зауралья и Северного Тургая - от южной границы лесной зоны до крайнего юга ареала вида - свидетельствует, что в лесостепной зоне вплоть до ее границы со степью (Кочердыкский бор) - аллельная структура аллозимов остается почти неизменной (ГТД от 2,2 до  $4,6 \times 10^{-5}$ ), что свидетельствует о значительной общности генофонда популяций в этой части ее ареала. Однако к югу от лесостепной зоны величина ГТД быстро возрастает, достигая максимума ( $32 \times 10^{-5}$ ) между Аракарагайским и Аманкарагайским островными борами, хотя абсолютный уровень генетических дистанций между ними сравнительно невелик ( $D_{N_{72}} - 0,019$ ,  $D_{N_{78}} - 0,015$ ). Характерно, что этот резкий перепад аллельных частот совпадает с аналогичным скачком градиентов фенотипических расстояний Махаланобиса (см. рис. 3, в). Кластерный анализ и ординация выборок также свидетельствуют о четко выраженной хорогенетической дифференциации трех тургайских популяций (Аракарагайской, Аманкарагайской и Наурзумской) в генетически специфичную группу. Аналогичное увеличение степени генетической дифференциации установлены нами и на Русской равнине по мере перехода от лесной зоны к степной (Санников и др., 1997). Однако в среднем генетические дистанции между островными борами Тургайской

ложбины и Западной Сибири (0,014-0,019) соответствуют лишь хорошо подразделенному популяционному уровню (см. табл. 9).

**Группы популяций бассейнов горных рек.** Весьма значительная достоверная генетическая дистанция ( $DN_{72}$  - в среднем 0,029) неожиданно обнаружена нами между группами популяций, расположенными в смежных водосборных бассейнах рек северо-восточного склона Карпат (табл. 7). Изучавшиеся здесь 11 мелких изолятов, длительно разобщенных дистанцией (от 8 до 65 км), относятся к четырем бассейнам рек: Быстрица-Надворнянская, Ломница, Свича и Прут. Следует подчеркнуть, что  $DN_{72}$  и  $DN_{78}$  между популяциями соседних бассейнов рек, разделенных отрогами хребтов с относительной высотой от 100 до 800 м, превышают уровень генетической дифференциации разновысотных предгорных и горных популяций в пределах какого-либо одного бассейна ( $DN_{72}$  - от 0,011 до 0,025).

Таблица 7. Средняя генетическая дистанция между популяциями смежных бассейнов рек Карпат

Водосборный бассейн реки	Генетическая дистанция	
	$DN_{72}$	$DN_{78}$
Свича		
	0,026±0,004	0,021±0,005
Ломница		
	0,037±0,006	0,032±0,005
Быстрица-Надворнянская		
	0,025±0,001	0,021±0,001
Прут		
$M_{\text{ср}} \pm m_{\text{ср}}$	0,029±0,004	0,021±0,005

На Северном Кавказе генетическая дифференциация между популяциями, расположенными в соседних бассейнах рек, не выражена. Это в значительной степени связано с иным, ленточным типом ареала. В отличие от небольших изолятов сосны в Карпатах здесь существовали ранее (до начала интенсивного скотоводства и истребления сосновых лесов) и до сих пор осуществляются встречные миграции генов как в пределах одного речного бассейна, так и между ними.

**Относительная роль факторов изоляции в дифференциации горных популяций *Pinus sylvestris*.** Многообразные формы и факторы репродуктивной изоляции природных популяций постулированы и классифицированы в синтетической теории эволюции (Завадский, 1968; Майр, 1974; Тимофеев-Ресовский и др., 1973, 1977; Грант, 1991). Однако их относительная роль и тем более количественные параметры не выявлены. Множественный корреляционный анализ связей  $DN_{72}$  между 8 изолированными популяциями сосны обыкновенной в Карпатах с тремя изучавшимися формами репродуктивной изоляции (фенологической, дистанционной и горно-механической) выявил весьма высокую степень этой общей положительной связи ( $R$  - от 0,60 до 0,87). В результате пошагового регрессионного

анализа наиболее тесная и достоверная корреляция оказалась с индексом дистанционной ( $R^2=0,76$ ) и несколько меньшей – с индексом фенологической изоляции ( $R^2=0,11$ ). Таким образом, в условиях резко выраженного дизъюнктивного ареала сосны, при полном отсутствии “проводников генов” между изолятами (в виде хотя бы отдельных деревьев сосны) первый фактор является ведущим.

#### 7.4. Дифференциация популяций на уровне ландшафтных стран

Целью данного раздела является сравнительный геногеографический анализ подразделенности (по параметрам  $F_{st}$ ,  $D_{N72}$ ,  $D_{N78}$ ) между группами всех сухоходльных (равнинных, предгорных и горных) популяций, относящихся к различным ландшафтно-географическим странам изучавшейся части Северной Евразии (см. рис. 4, 6). Как видно на этом рисунке, генетические дистанции  $D_{N72}$  между группой популяций Западной Сибири и предгорного Зауралья, с одной стороны, и группами популяций смежных ландшафтных стран, с другой, сравнительно невелики. Они колеблются в пределах от 0,012 с популяциями островных боров Казахстана и Средней Сибири до 0,016 с популяциями Русской равнины. Этот уровень различий соответствует дифференциации отдельных географически удаленных популяций на непрерывном ареале в пределах одной ландшафтной страны. Примерно такова же (0,016) и  $D_{N72}$  между группами популяций Русской равнины и Западной Сибири, с одной стороны, и горного Урала - с другой (Санников и др., 2001). В целом в центральной части сплошного ареала *Pinus sylvestris* наблюдается значительная общность генофонда, что отмечалось и ранее (Семериков, 1992; Семериков и др., 1993; Гончаренко и др., 1995).

Однако намного более высокий средний уровень генетической дифференциации от ландшафтных групп центральной сплошной части ареала присущ маргинальным группам ландшафтных стран южной и восточной частей ареала. К ним относятся группы популяций Карпат, Северного Кавказа, Центральной Якутии и Приамурья, характеризующиеся резко выраженной дизъюнктивной (островной) структурой ареала. Средняя генетическая дистанция  $D_{N72}$  между соседствующими группами популяций Русской равнины и Карпат составляет  $(0,028 \pm 0,003)$ , Русской равнины и Северного Кавказа -  $0,031 \pm 0,002$ , между группами популяций Средней Сибири и Восточной Сибири -  $0,027 \pm 0,002$ , Средней Сибири и Приамурья -  $0,019 \pm 0,002$ , а Приамурья и Восточной Сибири -  $0,033 \pm 0,003$ . Этот уровень дифференциации популяций в полтора-три раза выше, чем между ландшафтными группами популяций в центральной части сплошного ареала. Отметим, что  $D_{N72}$  между популяциями Русской равнины, Карпат, Скандинавии, Шварцвальда, с одной стороны, и выборки из Центральной Кордильеры (Испания), с другой, составила 0,055, что, по-видимому, соответ-



ствует уровню подвида (см. табл. 8). Таким образом, установленные нами закономерности генетической дифференциации в пределах большей части ареала вида *Pinus sylvestris* в Северной Евразии, в значительной мере соответствуют «островной модели» генетического подразделения видов, предложенной С. Райтом (Wright, 1943, - цит по Ю. П. Алтухову, 1983).

Наибольшими генетическими дистанциями ( $D_{N72}$  - от 0,017 до 0,038) и их градиентами при переходе от центральной части ареала к соседним маргинальным отличаются длительно изолированные в плейстоцене группы популяций климатически специфичных ландшафтов Пиренеев, Северного Кавказа и Центральной Якутии. В соответствии со шкалой генетических дистанций между популяционно-хорологическими категориями сосны обыкновенной (табл. 8) этот уровень дифференциации соответствует с генетическим различием на уровне географических рас или подвидов. Полученные параметры генетических дистанций в общем достаточно хорошо коррелируют с соответствующими фенотипическими расстояниями Махаланобиса ( $r = 0,46, p < 0,05$ ).

### 7.5. Равнинные и горные географические расы

Эмпирически обобщая результаты сопряженного анализа фенотипической и генетической дифференциации ландшафтных групп популяций, в пределах изучавшейся центральной и восточной частей ареала *Pinus sylvestris* L., предварительно можно выделить следующие три географические расы: горная карпатская (*P. sylvestris* L., var. *carpatica* Klika); горная кавказская (*P. sylvestris* L., var. *hamata* (Steven)); якутская (*P. sylvestris*, var. *jakutensis*, Sukaczew). Кроме того, группа островных популяций Приамурья может быть выделена на уровне географической группы популяций. Географическую расу (или подвид), в соответствии с представлениями В. Л. Комарова (1940), К. М. Завадского (1968) и Э. Майра (1974), мы понимаем как географически локализованное подразделение вида, которое генетически и морфологически отличается от других его подразделений.

Учитывая результаты наших исследований, следует считать генетически не обоснованным выделение в качестве самостоятельных видов – *Pinus cretacea* (Kalenicz.) (Кондратюк, 1960); *Pinus fresiana* Wich (Орлова, 2001), а также подвидов – *Pinus sylvestris* L., ssp. *kulundensis* Sukacz. (Сукачев, 1934); ssp. *hamata*, Pr.; ssp. *lapponica* L. Орлова (Орлова, 2001), ssp. *amurensis* L. Орлова (Орлова, 2001), ssp. *krylovii* (Serg. et Kondr.) Buzik. и ssp. *ursina* L. Орлова (Орлова, 2001). Все эти таксоны, выделенные по морфологическим и анатомическим признакам, для которых не показаны статистически достоверные различия, вероятно, представляют лишь эколого-географические модификации вида *Pinus sylvestris* L. По степени

генетической дифференциации они отличаются от популяций *Pinus sylvestris* центральной части ареала Русской равнины лишь на уровне географической расы и группы популяций.

### 7.6. Классификация популяционно-хорологических категорий

На основании эмпирического обобщения всех полученных нами данных изотимного анализа с учетом данных других авторов (Крутовский и др., 1989; Семериков, 1991; Szmidt, Wang, 1993; Гончаренко и др., 1995; Ганиев, 2000; Филиппова, 2001; и др.) разработана следующая предварительная шкала дистанций между ее внутривидовыми популяционными подразделениями различных рангов (см. табл. 8). В этой шкале границы и пределы колебаний рангов классификации внутривидовой системы популяционно-таксономических категорий установлены по их наиболее частой встречаемости. В качестве нижнего критерия для выделения ранга основной единицы популяционно-хорологической структуры вида - локальной генетически специфичной популяции - принята величина  $D_{N78}$ , равная 0,008 (совпадающая с таковой, по К. В. Крутовскому, 1989).

Таблица 8. Шкала генетических дистанций между популяционно-таксономическими категориями *Pinus sylvestris* L.

Ранг	Популяционно-хорологическая категория	Генетическая дистанция	
		$D_{N78}$	$D_{N72}$
1	Субпопуляции	0,001-0,007	0,005-0,011
2	Локальные популяции	0,008-0,016	0,012-0,020
3	Географические группы популяций	0,017-0,021	0,021-0,025
4	Географические расы	>0,022-0,045	>0,026-0,050
5	Подвид	>0,045	>0,050

На основании этой шкалы в таблице 9 дана оценка популяционно-таксономических рангов изучавшихся нами локальных популяционных выборок и их географических групп. Пределы изменчивости генетических дистанций  $D_{N72}$  между смежными равнинными суходольными локальными субпопуляциями (расположенными на расстоянии не более 1 км друг от друга) в большинстве случаев составляют 0,004-0,007; а между географически удаленными популяциями - 0,007-0,020, соответствуя рангам субпопуляций или популяций (по шкале табл. 8). Величины  $D_{N72}$  между равнинными и предгорными соседствующими поселениями сосны на суходолах и верховых болотах в подзонах предлесостепи и южной тайги (внеледниковая зона) изменяются от 0,012 до 0,023, то есть соответствуют рангу популяции, но в средней и северной тайге (ледниковая зона) обычно не достигают популяционного ранга (0,004-0,008).

Ранг разновысотных горных эколого-географических групп популяций изменяется в зависимости от регионального типа ареала, соответствуя уровню популяций или даже их

географических групп при резко выраженном дизъюнктивном ареале (Карпаты), субпопуляций или иногда популяций при слабо дизъюнктивном ареале (Южный Урал, по нашим наблюдениям, и Северный Урал, по Т. В. Филипповой, 2001) и субпопуляций на непрерывном ареале (Северный Кавказ).

Дифференциация популяций сосны географической группы островных степных боров (Северный Тургай) от боров лесостепи Притоболья, почти не выходит за рамки различий (0,009-0,019) между географически удаленными равнинными популяциями (например в Западной Сибири). Однако между резко изолированными горными хребтами группами популяций смежных речных бассейнов (Карпаты) генетическая дифференциация (0,025-0,037). Как и между островными популяциями Приамурья (0,019-0,033) вполне соответствует рангу географических групп популяций, приближаясь к рангу рас (см. табл. 9).

Таблица 9. Генетическая подразделенность и оценка популяционно-таксономического ранга изучавшихся локальных выборок и их хорологических групп

Популяционно-хорологические категории	Генетическая дистанция (по Nei)		Популяционно-таксономический ранг
	D <sub>N18</sub>	D <sub>N12</sub>	
Локальные популяции: смежные (субпопуляции) географически удаленные	0,001-0,002 0,002-0,015	0,004-0,007 0,007-0,020	субпопуляции субпопуляции и популяции
Экологические группы популяций (суходол - болото) северная и средняя тайга южная тайга, предлесостепь	0,001-0,004 0,007-0,018	0,004-0,008 0,012-0,023	субпопуляции популяции
Эколого-географические группы популяций (разновысотные горные) дизъюнктивный ареал слабо дизъюнктивный ареал непрерывный ареал	0,010-0,021 0,002-0,011 0,000-0,006	0,015-0,026 0,006-0,016 0,003-0,011	популяции субпопуляции и популяции субпопуляции
Географические группы популяций смежных островных степных боров смежных бассейнов горных рек	0,010-0,014 0,017-0,025	0,014-0,019 0,022-0,030	популяции географические группы популяций

Генетические дистанции между центральной частью ареала *Pinus sylvestris* и маргинальными островными группами популяций - Карпат, Северного Кавказа и Центральной Якутии - в среднем колеблются в довольно узких пределах - от 0,027 до 0,038, вполне соответствуя статусу географической расы.

И, наконец, весьма высокая средняя  $D_{N72}$  между 15 европейскими и «пиренейской» выборками *Pinus sylvestris* ( $0,055 \pm 0,007$ ) дает основание предположить, что последняя представляет одно из генетически наиболее дифференцированных подразделений в ранге подвида.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

Основные результаты широкомасштабных многолетних исследований (1975-2001 гг.) репродуктивной изоляции, фенотипической и генетической дифференциации популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в центральной и восточной частях ее ареала сводятся к следующему.

Разработаны концепция, методические принципы, методы и индексы количественного изучения различных форм – фенологической, дистанционной, горно-механической – и интегральной репродуктивной изоляции и показана достоверная связь последней с генетической дистанцией Нея (Nei, 1972). Предложены и апробированы методы градиентного экологического и географического фенотипического анализа популяций и их групп на системе локальных (региональных) широтных и меридиональных (трансконтинентальных) трансект.

Установлена более или менее отчетливо выраженная и стабильная во времени репродуктивная фенологическая изоляция (30-93%) смежных поселений сосны на суходолах и верховых болотах (*Pineta sphagnosa*) в Западной Сибири и в меньшей мере на Русской равнине, возрастающая в направлениях с севера на юг и с запада на восток ареала, а также полная фенологическая изоляция (100%) смежных разновысотных ценопопуляций в горных регионах Северной Евразии при разности высот их местообитаний более 400 м.

Изучены закономерности распространения пыльцы и семян сосны от различных типов источников – лесных массивов, полос и отдельных деревьев. Показано, что относительная плотность потока пыльцы, распространяющейся от опушки лесных массивов, на порядки величин больше, чем плотность потока семян. Поэтому дистанционную изоляцию популяций определяют главным образом потоки пыльцы.

Показаны достоверные фенотипические различия по комплексу признаков между смежными популяциями сосны и их потомствами, в том числе альтернативные различия (фены) по форме корневых систем в посевах на выравненном экотипе, между соседствующими разновысотными поселениями на горных склонах, а также между некоторыми группами популяций ландшафтных стран Северной Евразии. Выявлена достоверная связь между параметрами фенотипических расстояний Махаланобиса и генетических дистанций Нея.

Установлены достоверные различия (популяций) генетические дистанции Нея (Nei, 1972) между болотными (*Pineta sphagnosa*) популяциями Западной Сибири и Русской равнины («ледниковая зона»). Это свидетельствует о дивергенции болотных и суходольных популяций в ходе эволюции и необходимости ревизии господствующих представлений о статусе.

Показана значительная (на уровне 95%) генетическая дифференциация разновысотных популяций сосны или менее дизъюнктивного ареала (Карпачевская фенологическая и дистанционная изоляцией, Кавказ).

В итоге анализа генетических дистанций Нея (Nei, 1972) генетические границы между популяциями сосны на болотах в южной части лесной зоны Западной Сибири и географическими группами популяций лесных боров Арало-Тургайской ложбины, а также между группами популяций бассейнов горных рек (Кавказ).

Градиентный географический анализ (Махаланобиса, генетических дистанций Нея (Nei, 1972)) ландшафтных и субмеридиональных трансект показал достоверные различия между группами популяций ландшафтных стран *Pinus sylvestris* – Русской равнины, Западной и Восточной Сибири, в 3-4 раза меньше, чем между ними в южной и восточной окраинах ареала – Карпачевской, Якутии. На основании результатов фенотипического и морфотаксономических исследований (Махаланобиса) выделены в структуре вида *Pinus sylvestris* (L.) северокавказская, якутская) или географическая (тургайская).

На основе полученных нами новых данных о генетической дифференциации популяций в пределах центральной и восточной частях ареала сосны обыкновенной сделан вывод об отсутствии достаточных оснований для признания сосны обыкновенной

Установлены достоверные различия аллельного состава и значительные (на уровне популяций) генетические дистанции Нея (Nei, 1972, 1978) между смежными суходольными и болотными (*Pineta sphagnosa*) популяциями сосны обыкновенной в южной части лесной зоны Западной Сибири и Русской равнины, в меньшей мере в средней и северной тайге ("ледниковая зона"). Это свидетельствует о широкомасштабных процессах генетической дивергенции болотных и суходольных поселений сосны обыкновенной в голоцене и о необходимости ревизии господствующих представлений о их внутривидовом таксономическом статусе.

Показана значительная (на уровне популяций или субпопуляций) достоверная генетическая дифференциация разновысотных поселений сосны обыкновенной в условиях более или менее дизъюнктивного ареала (Карпаты, Урал), обусловленная главным образом фенологической и дистанционной изоляцией, и ее отсутствие на непрерывном ареале (Северный Кавказ).

В итоге анализа генетических дистанций Нея и их градиентов обнаружены отчетливые генетические границы между популяциями сосны обыкновенной на суходолах и верховых болотах в южной части лесной зоны Западной Сибири и Русской равнины, граница между географическими группами популяций лесостепных боров Притоболья и степных островных боров Арало-Тургайской ложбины, а также резкая генетическая дифференциация смежных групп популяций бассейнов горных рек (Карпаты), разделенных хребтами.

Градиентный географический анализ параметров фенотипических расстояний Махалобиса, генетических дистанций Нея и их градиентов на системе широтных, меридиональных и субмеридиональных трансект показал, что феногенетическая дифференциация между группами популяций ландшафтных стран центральной сплошной части ареала *Pinus sylvestris* - Русской равнины, Западной и Средней Сибири, Центрального Казахстана - в полтора-три раза меньше, чем между ними и маргинальными группами островных популяций южной и восточной окраин ареала - Карпат, Северного Кавказа, Приамурья и Центральной Якутии. На основании результатов феногенетического анализа с учетом предшествующих морфотаксономических исследований эти периферийные группы популяций могут быть выделены в структуре вида *Pinus sylvestris* L. на уровне географических рас (карпатская, северокавказская, якутская) или географических групп популяций (приамурская, северо-тургайская).

На основе полученных нами новых данных о феногенетической дифференциации популяций в пределах центральной и восточной части ареала вида *Pinus sylvestris* L. сделан вывод об отсутствии достаточных оснований для выделения в его структуре ряда подвидов,

основанного лишь на фенотипических (главным образом морфологических) признаках: *ssp. lapponica* Pr. (Fries et. Hartm., Sukacz.); *ssp. hamata* (Steven) Fom.; *ssp. kulundensis* Sukacz.; *ssp. krylovii* (Serg. et Kondr.) Busik; *ssp. amurensis* L. Orlova; а тем более – видов *P. cretacea* (Kalenicz.) Kondr.; *P. fresiana* Wich.; *P. sosnowski* Nakai.

В целом в пределах ареала *Pinus sylvestris* на фоне общей относительно слабой генетической подразделенности суходольных равнинных и предгорных ("фоновых") популяций выявлена их феногенетическая дивергенция в региональных экстремальных местообитаниях – болотных и горных и весьма значительная – в маргинальных островных группах популяций.

В результате эмпирического обобщения полученных материалов по феногенетической дифференциации популяций разработана шкала генетических дистанций между популяционно-хорологическими категориями сосны обыкновенной, позволяющая в первом приближении устанавливать их популяционно-таксономический ранг.

Полученные в итоге исследования методические принципы, методы и закономерности внутривидовой хорологической структуры популяций сосны обыкновенной могут служить базой для их дальнейшего экогенетического изучения и таксономического подразделения на различных биохорологических уровнях (локальных популяций, их географических групп, рас и подвидов) и разработки адекватных методов лесосеменного и селекционного районирования и картографирования на популяционно-биологической основе.

## ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Санников С. Н., Санникова Н. С., Гришина И. В. Популяционная структура сосны обыкновенной в Зауралье // Лесоведение. - 1976. - № 1. - С. 76-81.

Гришина И. В. Фенология вылета пыльцы в популяциях сосны на болоте и суходоле // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. - Свердловск, 1978. (Труды Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР). - С. 12-14.

Санников С. Н., Гришина И. В. Экспериментальное изучение дальности разлета пыльцы сосны в древостое // Экология. - 1979. - № 1. - С. 91-93.

Гришина И. В. О фенологической изоляции популяций сосны // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. - Свердловск, 1979 (Труды Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР). - С. 18-21.

Гришина И. В. Изоляция и феногенетические различия смежных болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной // Экология. - 1985. - № 5. - С. 14-20.

Петрова И. В. Исследование границ популяций у сосны обыкновенной // Экология популяций: Тез. докл. Всесоюз. совещ. (Новосибирск, 4-6 окт. 1988 г.). - М.: ИНИОН АН СССР, 1988. - Ч. 1. - С. 271-272.

Петрова И. В., Санников С. Н., Санникова Н. С., Рябоконь С. М., Духарев В. А. Генетическая дифференциация болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной в Западной Сибири // Экология. - 1989. - № 6. - С. 39-44.

Санников С. Н., Петрова И. В., Санникова Н. С. Распространение пыльцы от изолированного лесного массива. - М., 1989. - С. 7-8. - Деп. в ВИНТИ № 6361-B89.

Санников С. Н., Санникова Н. С., Петрова И. В. Зонально-географические особенности структуры древостоев в равнинных сосняках Зауралья и Тургайской ложбины. - М., 1989. - 12 с. - Деп. в ВИНТИ, № 6363-B89.

Стрельцова С. Г., Санников С. Н., Петрова И. В., Ямбаев Ю. А. О фенологической и генетической дифференциации разновысотных популяций сосны обыкновенной на Южном Урале. - М., 1991. - 13 с. - Деп. в ВИНТИ, № 4775-B91.

Санников С. Н., Петрова И. В., Духарев В. А., Рябokonь С. М. О фенологической изоляции и генетической дифференциации разновысотных популяций сосны обыкновенной в Карпатах // Лесная генетика, охрана, воспроизводство и рациональное использование генетических ресурсов: Матер. Междунар. симпоз. (Уфа, 4-11 августа 1991 г.). - Уфа, 1994. - Ч.1. - С. 47-57.

Петрова И. В. Феногенетическая дифференциация суходольных и болотных популяций сосны обыкновенной // Тез. V научн. конф. памяти А. А. Уранова, Кострома. - 1996. - Ч.2. - С. 51-52.

Петрова И. В., Санников С. Н. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. - Екатеринбург: НИСО УрО РАН. - 1996. - 156 с.

Петрова И. В., Санников С. Н. Репродуктивная изоляция и хорологическая дифференциация равнинных и горных популяций сосны обыкновенной // Исследование лесов Урала. - 1997. - С. 46-50.

Петрова И. В., Санников С. Н., Санникова Н. С. Особенности фенологической изоляции суходольных и болотных популяций сосны обыкновенной в подзоне северной тайги Западной Сибири // Леса Урала и хозяйство в них. - 1997. - С. 98-99.

Петрова И. В. Генетическая дифференциация смежных болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной в Зауралье // Тез. докл. совещ.: "Припышминские боры". - 1997. - С. 15-17.

Петрова И. В., Санников С. Н. Принципы лесосеменного картографирования лесов на популяционно-генетической основе // Тез. докл. совещ.: "Припышминские боры". 1997. - С. 17-19.

Санников С. Н., Семериков В. Л., Петрова И. В., Филиппова Т. В. Генетическая дифференциация разновысотных популяций сосны обыкновенной на Урале и в Карпатах // Экология. - 1997. - №3. - С. 139-142.

Petrova I.V. Isolation and differentiation of adjacent dry-land and bog populations of Scotch pine in the trans-ural region // "Ecology of taiga forests". - P. 49-51.

Петрова И. В. Репродуктивная изоляция и дифференциация равнинных и горных популяций сосны обыкновенной // Жизнь популяций в гетерогенной среде, Йошкар-Ола, 1998. - С. 13 - 22.

Петрова И. В., Санников С. Н. Репродуктивная изоляция и феногенетическая дифференциация смежных болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной в Зауралье // Леса и лесное хозяйство Западной Сибири. - 1998. - Вып. 6. - С. 61-71.

Петрова И. В., Санников С. Н. Метод количественной оценки степени генетической дифференциации популяций у сосны обыкновенной // Леса Урала и хозяйство в них. - 1998. - С. 316 - 320.

Petrova I. V. Reproductive isolation and phenogenetic differentiation of plane and mountain populations of the Scotch pine // The world's natural Forests and their Role in Global Processes. - Chabarovsk. - 1999. - P. 92-93.

Петрова И. В. Хорологическая дифференциация популяций сосны обыкновенной // Коренные леса таежной зоны Европы: Современное состояние и проблема сохранения. Тр. между. науч.-практ. конф.: Петрозаводск. - 1999. - С. 92.

Петрова И. В., Онищенко В. В. Фенология вылета пыльцы в разновысотных популяциях *Pinus sylvestris* L. в горах Карпат, Северного Кавказа и Южного Урала // Флористические и геоботанические исследования в европейской России. Саратов. - 2000. - С. 102-106.

Петрова И. В., Филиппова Т. В., Санников С. Н. Генетическая дифференциация популяций сосны обыкновенной в Западной Сибири и на Северном Урале // В сб.: Лесоводство севера на рубеже столетий, Архангельск. - 2000. - С. 123-125.

Петрова И. В., Онищенко В. В. Фенологическая изоляция разновысотных популяций *Pinus sylvestris* L. в условиях Северного Кавказа // Оценка экологического состояния горных и предгорных экосистем Кавказа. Сб научн. тр.: Ставрополь. - 2000. - Вып. 3. - С. 146-151.

Petrova I.V., Sannikov S.N., Semerikov V.L. Gradient genogeographic analysis of *Pinus sylvestris* L. populations in Northern Eurasia // Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. - 2000. - Т. IV. - Р. 177-179.

Петрова И. В., Санников С. Н., Филиппова Т. В. Градиентный анализ хорогенетической структуры равнинных и горных популяций сосны обыкновенной // Экология. - 2000. - № 4. - С. 281-286.

Петрова И. В., Санников С. Н. Изоляция и феногенетическая дифференциация равнинных и горных популяций сосны обыкновенной в Северной Евразии // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. - Екатеринбург: НИСО УрО РАН. - 2001. - С. 4-74.

Санников С. Н., Филиппова Т. В., Петрова И. В. Изоляция и генетическая дифференциация популяций сосны обыкновенной на Урале и в смежных регионах Западной Сибири // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. - Екатеринбург, 2001. - С. 102-121.

Petrova I.V. Isolation and differentiation of the Scotch Pine populations by the example of the central and east parts of Northern Eurasia // Dynamics of natural and man-conditioned forest ecosystems. - 2001. - Р. 48-61.

Петрова И. В. Дифференциация равнинных и горных популяций *Pinus sylvestris* L. в Северной Евразии // Популяция, сообщество, эволюция. - Казань. - 2001. - Ч. 1. - С. 71-74.

Санников С. Н., Петрова И. В. Методологические проблемы изучения популяционно-хорологической структуры древесных растений // Популяция, сообщество, эволюция. - Казань. - 2001. - Ч. 1. - С. 79-82.



Подписано в печать 14.03.2002, печ. л. 2.

Тираж 100 экз.

620144, г. Екатеринбург,  
Ботанический сад, ул. 8 Марта, 202.

Размножено с готового оригинал-макета в типографии УрО РАН.  
620219, Екатеринбург, ГСП-169, ул. С. Ковалевской, 18.